ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 84

3

МАРТ

Санкт-Петербург
„НАУКА”
1999

УДК 001.4 : 58

© Т. В. Егорова

ПРОЕКТ БИОКОДЕКСА И ТРАДИЦИОННАЯ БОТАНИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА

T. V. EGOROVA. DRAFT BIOCODE AND THE TRADITIONAL BOTANICAL NOMENCLATURE

Дается критический анализ новых положений проекта Биокодекса и сопоставление их с действующими правилами ботанической номенклатуры. Сообщается об отличиях последней 4-й версии проекта Биокодекса от переведенной на русский язык 3-й версии. Обосновывается вывод о нецелесообразности Биокодекса как нового номенклатурного документа. Отмечается, что отдельные его положения могут быть введены в очередной «Международный кодекс ботанической номенклатуры».

Ключевые слова: проект Биокодекса, ботаническая номенклатура.

Конец XX в. ознаменован разработкой нового номенклатурного проекта, который широко обсуждается биологами-систематиками разных стран. Это проект Биокодекса — Кодекса биологической номенклатуры, единого кодекса, заключающего в себе правила, общие для всех организмов, и предназначенного для ботаников (включая и специалистов по культивируемым растениям), зоологов и бактериологов.

Создание проекта Биокодекса явилось результатом деятельности Специального комитета по гармонизации Кодексов, учрежденного XV Международным ботаническим конгрессом в 1993 г. в Токио.

К настоящему времени существуют 4 версии проекта Биокодекса. 1-я и 2-я из них появились в электронной форме в 1995 г. и распространялись только среди членов Международной ассоциации по таксономии растений (International Association for Plant Taxonomy, IAPT) и Постоянных номенклатурных комитетов (Permanent Nomenclature Committees). 3-я версия проекта Биокодекса была опубликована в журнале «Taxon» в 1996 г. (Draft BioCode..., 1996). По просьбе Генерального секретаря IAPT W. Greuter она была переведена на русский язык, а затем в 1997 г. при финансовой поддержке Международного союза биологических наук (International Union of Biological Sciences, IUBS) вышла отдельным изданием (Проект Биокодекса..., 1997), которое было широко распространено среди биологов России и других стран СНГ. 4-я версия проекта Биокодекса, принятая на заседании Международного комитета по биономенклатуре (International Committee on Bionomenclature, ICB) в апреле 1997 г. в г. Эгеме (близ Лондона), напечатана в 1-м номере журнала «Taxon» за 1998 г. (Draft BioCode..., 1998).

Все версии проекта Биокодекса разработаны группой зарубежных биологов, в том числе ботаниками W. Greuter (Германия), D. L. Hawksworth (Великобритания), J. McNeill (Канада) и P. Trehane (Великобритания), зоологами A. Minelli (Италия) и P. Tubbs (Великобритания), бактериологами P. Sneath (Великобритания) и B. Tindall (Германия) и вирусологом M. Mayo (Великобритания).

4-я версия проекта Биокодекса в основном не имеет принципиальных расхождений с предыдущей 3-й версией, и поэтому ботаники, имевшие возможность ознакомиться с последней, могли получить довольно полное представление о проекте нового Кодекса.

В настоящей статье сообщается об изменениях и дополнениях, содержащихся в 4-й версии проекта Биокодекса, а также дается анализ номенклатурных положений проекта Биокодекса в целом в сравнении с традиционными правилами ботанической номенклатуры, содержащимися в последнем «Международном кодексе ботанической номенклатуры (Токийском кодексе)», опубликованном на английском языке в 1994 г. (International code..., 1994) и вышедшем в русском переводе в 1996 г. (Международный..., 1996).

Биокодекс в случае его принятия определит пути развития номенклатуры в следующем столетии. Согласно 3-й версии проекта, предположительной датой вступления в силу Биокодекса было 1 января 2000 г. В последней же версии сказано, что это может произойти 1 января 200n-го года, т. е. в течение первых 10 лет нового тысячелетия.

Биокодекс предназначается для регулирования номенклатуры будущих названий всех организмов, т. е. тех названий, которые будут обнародоваться, начиная с даты вступления в силу этого нового номенклатурного документа. Названия, обнародованные до этой даты и еще не охваченные «Списками защищаемых названий», будут подчиняться номенклатурным положениям специальных Кодексов — «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (МКБН), «Международного кодекса зоологической номенклатуры» (МКЗН) и др. Однако отдельные правила Биокодекса будут иметь обратную силу и затронут в большей или меньшей степени и названия, появившиеся до указанной даты.

Проект Биокодекса содержит 41 статью (заметим, что в МКБН 62 статьи, в МКЗН — 88). Некоторые из статей, содержащихся в ныне действующих Кодексах, были опущены или вследствие того, что они относятся исключительно к номенклатурным ситуациям прошлого, или потому, что они не могут быть применены в будущем в силу новых концепций.

В Биокодексе прежде всего обращает на себя внимание замена ряда основополагающих терминов, широко употребляемых в ботанической номенклатуре, на новые. В нем использованы термины: «обнародованное название» (published name) вместо «эффективно обнародованное название» (effectively published name), «установленное название» (established name) вместо «действительно обнародованное название» (validly published name), «принятое название» (accepted name) вместо «правильное название» (correct name), «приемлемое название» (acceptable name) вместо «законное название» (legitimate name), «гомотипный синоним» (homotypic synonym) вместо «номенклатурный синоним» (nomenclatural synonym), «гетеротипный синоним» (heterotypic synonym) вместо «таксономический синоним» (taxonomic synonym). Заметим, что замена перечисленных терминов едва ли целесообразна, так как это создаст определенные трудности для ботаников XXI в., которым придется пользоваться и Биокодексом, и специальным ботаническим кодексом. Изменение терминологии может привести к путанице и неправильному употреблению терминов, в особенности таких, как «установленное», «принятое», «правильное», «законное» и «приемлемое» названия. Достаточно сказать, что в настоящее время даже и при меньшем количестве соответствующих терминов нередки случаи смешения терминов «действительно обнародованное название» и «законное название».

Нельзя признать удачной и замену давно используемого в ботанической номенклатуре краткого, четкого и к тому же легко переводимого на русский язык термина «nomenclatural type» (номенклатурный тип) на взятый из зоологического кодекса (International code of zoological nomenclature, 1985) и более многословный термин «name-bearing type» (дословно: название несущий тип, или тип, несущий название). В МКЗН (Международный кодекс..., 1988) для этого термина совершенно справедливо дан русский эквивалент: «номенклатурный тип».

Вместе с тем вызывает удовлетворение употребление в Биокодексе (Draft BioCode..., 1998, Articles 9.1, 14.3) термина «replacement name» («заменяющее название», т. е. nomen novum) вместо термина «avowed substitute» (International code..., 1994, Articles 7.3, 33.2), который переводится на русский язык как «признанная замена», «прямая замена» или «заменяющее название». Было бы очень желательно ввести упомянутый термин в новое издание МКБН.

Помимо вышеназванных терминов, в Биокодексе имеются и другие новые термины, из которых отметим термин паратаксон. Определение паратаксонов и правила, касающиеся этой категории таксонов даны в 4-й версии проекта (Draft BioCode..., 1998, Articles 2.2, 36.2, Note 2, 36.3—36.7). Паратаксоны — это таксоны, основанные на каких-либо частях ископаемых растений, на анаморфах (т. е. на митотических бесполых морфах грибов с плеоморфным жизненным циклом) или на следах ископаемой (фоссилизованной) деятельности животных (ихнотаксоны). В номенклатурных целях ботанические паратаксоны включают в себя только те ископаемые части растений или те анаморфы грибов, которые представлены соответствующими номенклатурными типами. В соответствии с этим положением, название, типифицированное, например, ископаемыми пыльцевыми зернами, не может употребляться для обозначения ископаемых листьев и плодов, (даже если будет доказано, что все названные органы принадлежат одному и тому же организму), равно как и название, типифицированное анаморфой гриба, нельзя использовать для голоморфы. Данное положение в отношении анаморф уже содержится в МКБН, и можно ожидать, что оно будет положительно воспринято и палеоботаниками.

В проекте Биокодекса сохраняются все ранги, существующие в ботаническом Кодексе и добавляются 3 новых: «домен» (domain), что можно перевести как владение (Егорова, 1997), «надсемейство» (superfamily) и «инфрарод» (infragenus). Домен — это ранг выше царства, он предназначен для прокариот и эукариот. Надсемейство — ранг, широко используемый в зоологии. (Кроме того, разрешено добавлять префикс «super» к рангам, для которых он прежде не употреблялся). О 3-м новом ранге — инфрароде, являющемся промежуточным между подродом и секцией, будет сказано ниже.

Биокодекс принимает 6 ранговых групп. Первые 3 основные ранговые группы: «группа семейства» (надсемейство, семейство и подсемейство), «родовая группа» (род и подрод) и «видовая группа» (вид и подвид) — заимствованы из зоологического Кодекса, в котором нет рангов за пределами данных ранговых групп. Кроме основных имеются еще 3 группы: «подразделения семейства» (триба и подтриба), «подразделения рода» (от секции до подряда) и «подразделения ниже подвида».

В связи с введением упомянутых ранговых групп в проекте Биокодекса установлены следующие новые положения. Принцип приоритета будет действовать только в пределах группы семейства, родовой и видовой групп. Для ботаники принцип приоритета по-прежнему будет не обязателен для названий таксонов в ранге выше семейства, но (на это следует обратить особое внимание) этот важный принцип станет необязательным и для названий таксонов, не входящих в группу семейства, родовую и видовую группы, т. е. принцип приоритета будет необязательным для триб, подтриб, секций, подсекций, рядов, разновидностей и таксонов более низких рангов. Правило о необязательности принципа приоритета по отношению к названиям всех этих рангов будет иметь обратную силу, т. е. оно будет распространяться и на названия таксонов, обнародованные до вступления в силу Биокодекса.

Если с необязательностью принципа приоритета по отношению к названиям разновидностей, форм и, может быть, также рядов и подрядов можно согласиться, то необязательность приоритета по отношению к названиям таких важных групп родства, как трибы, подтрибы и в особенности секции, широко используемых в ботанической таксономии при анализе родственных связей таксонов и построении систем, представляется совершенно неприемлемой, так как внесет неясность и путаницу в системы семейств и родов (одни и те же виды, например, будут объединяться под разными секционными названиями, имеющими разные типы). В соответствии с положением о ранговых группах будет невозможен перенос названий с изменением их ранга из одной ранговой группы в другую. Это означает, что нельзя будет повышать секцию до ранга подрода и разновидность до ранга подвида или вида и, наоборот, понижать подрод до ранга секции и т. д. Кроме того, нельзя будет обнародовать название таксона путем ссылки на описание таксона из другой ранговой группы.

Из сказанного следует, что принятие положения о ранговых группах приведет к существенной ломке ботанических номенклатурных традиций. Между тем совершенно очевидно, что отсутствие ряда рангов в зоологической номенклатуре не должно служить достаточно серьезным основанием для снижения их номенклатурной значимости при использовании для ботанических объектов.

Проект Биокодекса включает также заимствованный из зоологического кодекса принцип координации. Согласно этому принципу, установление названия в каком-либо ранге в группе семейства и в родовой и видовой группах автоматически устанавливает основанные на том же типе идентичные координированные названия (coordinate names) с тем же авторством и датой во всех других рангах в пределах той же самой ранговой группы.

Принцип координации поясняет следующий пример, содержащийся в МКЗН (статья 36). Название семейства Hesperiidae, основанное на Hesperia Fabricius, было установлено Latreille в 1809 г. В соответствии с принципом координации считается, что Latreille одновременно установил координированные названия надсемейства Hesperioideae и подсемейства Hesperinae, хотя первое было употреблено впервые в 1904 г., а второе — в 1893 г. Исходя из принципа координации следует, что если, например, в родовой группе будет описан какой-либо новый подрод и если в дальнейшем будет признано, что данный подрод заслуживает ранга рода, то этот род будет иметь то же самое название, авторство и дату, что и подрод, и никакой комбинации при этом делаться не будет.

Для таксонов, не входящих в группу семейства, в родовую и видовую группы (т. е. для таксонов в ранге секции и ниже, а также в ранге ниже подвида), сохраняется используемое в ботаническом кодексе положение об автонимии, но оно из категории правила перешло в категорию совета. (Draft BioCode..., 1998, Recommendations 30A, 33A).

Сосуществование в одном Кодексе двух принципов — принципа координации для одних таксонов и принципа автонимии — для других — представляется неправильным и неудобным, так как неизбежно повлечет за собой смешение обоих принципов. Кроме того, преимущества принципа координации совсем не очевидны, и поэтому неясно, почему ботаникам следует отказаться от упрочившегося в ботанической таксономии правила автонимии.

Следствием введения в Биокодекс принципа координации явилось появившееся в нем новое правило о том, что названия ботанических подродов, обнародованных до 1 января 200n г., после этой даты будут рассматриваться как названия инфрародов (Draft BioCode..., 1998, Article 28.3 и Note 1). Инфрарод, как уже было сказано выше, является рангом, промежуточным между подродом и секцией. Это правило, безусловно, не может не вызвать негативного к себе отношения. Нельзя согласиться с тем, чтобы ранг групп одинаковой таксономической значимости, в данном случае подродов, определялся бы датой обнародования, т. е. если названия подродов обнародованы до вступления в силу Биокодекса, то все эти подроды будут понижены в ранге до инфрародов, а ранг подродов будут иметь только будущие подроды.

Принцип приоритета будет ограничен в Биокодексе, так же как в ботаническом кодексе, консервацией названий, причем консервации будут подлежать все названия, на которые распространяется обязательное действие принципа приоритета, а также соответствующие им координированные названия. Процедура консервации и отвержения названий практически не изменится.

Кроме консервации ограничение принципа приоритета впервые будет осуществляться путем предоставления статуса защищаемых названий всем названиям, включенным в принятые Биокодексом списки «Названия текущего употребления» («Names in current use — NCU»). Защищаемое название рассматривается, как если бы оно было законсервировано против более ранних омонимов и не включенных в список конкурирующих синонимов (Draft BioCode..., 1998, Articles 21.1, 21.2). Названия, не включенные в эти списки, могут употребляться, но они не имеют номенклатурной защиты, и поэтому в случае объединения таксонов приоритет таких названий не будет приниматься во внимание. Положение о защищаемых названиях введено в Биокодекс для обеспечения номенклатурной стабильности и направлено против воскрешения забытых и давно не употребляемых названий и замены ими хорошо устоявшихся названий. Это положение не лишено здравого смысла и требует внимательного изучения.

Принцип омонимии будет действовать в Биокодексе через царства, т. е. будут считаться омонимами одинаковые названия организмов из разных царств. Уже существуют в электронной форме (но пока еще не являются доступными) списки родовых названий всех организмов, что поможет избежать образования омонимов в будущем.

В Биокодексе предусмотрено, что описание новых таксонов может производиться на латинском или английском языке. Это положение может привести к потере знаний латинского языка и создаст очень большие трудности при использовании огромного ботанического наследия прошлых веков, написанного на латинском языке.

Имеющееся в МКБН Приложение I «Названия гибридов» сведено в Биокодексе к одной статье (Draft BioCode..., 1998, Articles 34). Обозначения гибридов останутся такими же, как принято в МКБН, но в отличие от МКБН обозначения межродовых гибридов, представляющие собой сжатые формулы, не будут считаться установленными (действительно обнародованными) родовыми названиями. Однако названия видов, описанных в составе гибридных родов, будут рассматриваться как установленные. Но даже и в сочетании с видовым эпитетом сжатые формулы не будут приниматься во внимание при установлении омонимии, так как знак умножения станет частью таких обозначений.

В 4-й версии Биокодекса отменено включенное в 3-ю версию положение о том, что обнародование новых названий может происходить путем распространения нестираемых лазерных дисков. Обнародование таксонов должно осуществляться только посредством распространения печатного материала.

В Биокодекс введено дополнительное условие для действительного обнародования названий. Этим условием является регистрация названий специально организованными службами регистрации. Положение о регистрации названий содержится и в ныне действующем Кодексе ботанической номенклатуры (Токийском кодексе) и вступит в силу с 1 января 2000 г. в случае утверждения XVI Международным ботаническим конгрессом в г. Сент-Луисе в 1999 г. В Биокодексе (3-я и 4-я версии) положения о регистрации более детализированы, чем в Токийском кодексе.

Согласно статье 13.2 Биокодекса, датой названия таксона будет дата его регистрации, т. е. дата получения соответствующего опубликованного материала службой регистрации (Draft BioCode..., 1998, Article 13.2). Это положение не может не вызвать серьезных возражений, так как при этом дата регистрации будет во многом зависеть от качества работы средств связи и почтовых служб, которое в разных странах далеко не одинаково. Вследствие этого при объединении каких-либо таксонов может возникнуть такая ситуация, когда в синонимы попадет название, описанное раньше, но зарегистрированное позднее, чем другое название. Заметим, что рассматриваемая статья о дате названия таксона находится в явном противоречии с Принципом IV и статьей 19.1 Биокодекса, где определенно сказано, что датой названия таксона является дата, в которую оно было действительно обнародовано или установлено (последнее относится к названиям, опубликованным после вступления в силу Биокодекса). И логика, и справедливость требуют, чтобы дата названия таксона определялась бы в соответствии со статьей 19.1, а не 13.2. Регистрация названий таксонов является сама по себе полезным нововведением, позволяющим, в частности, своевременно получать информацию о новых названиях растений (названия новых для науки таксонов, новые комбинации и заменяющие названия, т. е. nomina nova). Однако нельзя допустить, чтобы приоритет названия зависел от чисто процедурных моментов и был бы подвержен разного рода случайностям.

Другая деталь положения о регистрации, изложенного в Биокодексе, состоит в том, что регистрации не будут подлежать названия, не входящие в группу семейства, родовую и видовую группы, т. е. не будут регистрироваться названия триб, подтриб, секций, подсекций, рядов, разновидностей и более низких рангов, поскольку для них не является обязательным принцип приоритета (см. выше). На наш взгляд, названия по крайней мере первых 4 перечисленных рангов должны регистрироваться.

Естественно, что регистрироваться будут только те названия, которые отвечают всем требованиям кодекса, необходимым для их действительного обнародования. Если название не удовлетворяет какому-либо из требований, то такое название не будет регистрироваться. Оно может быть снова представлено для регистрации только после того, как будут выполнены все условия действительного обнародования. В процессе регистрации сотрудниками соответствующих служб будут исправляться типографские и орфографические ошибки в названиях и эпитетах, а также неправильные окончания, что не может не быть одобрено.

Авторы при названиях таксонов будут указываться, согласно Биокодексу, в соответствии с правилами последнего издания МКБН (International..., 1994). Новым применительно к современной ботанической номенклатуре является вошедшее из зоологической номенклатуры положение о том, что если таксон в ранге ниже чем подрод изменяется в ранге или переносится в другой род или вид, но при этом сохраняется его название или конечный эпитет, то после помещаемой в круглых скобках фамилии автора базионима приведение за скобками фамилии автора новой комбинации и ее даты не является обязательным (Draft BioCode (1997)..., 1998, Article 41.1). Едва ли нужно пояснять, что это положение является чуждым для ботанической номенклатуры, характеризующейся точностью и пунктуальностью. Принятие данного правила дало бы право таксономисту указывать или не указывать автора новой комбинации, основываясь только на своем желании, что привело бы к номенклатурной анархии и потере (при опущении фамилии автора комбинации) необходимой информации. В ботанической таксономии приведение автора новой комбинации не менее важно, чем указание автора, впервые описавшего таксон. Ведь новая комбинация — это результат определенных исследований, позволивших уточнить место ранее описанного таксона в системе какой-либо таксономической группы. Как можно, например, опустить фамилию автора, который показал, что данный вид следует относить к другому роду, и произвел соответствующие номенклатурные действия?

Биокодекс будет включать специальный грамматический справочный аппарат, так называемые «дополнения» (Annex), содержащий наиболее распространенные окончания, используемые для образования родовых названий вместе с указанием грамматического рода, наиболее обычные слова, используемые в сложных родовых названиях (с указанием грамматического рода), а также окончания, используемые в названиях, образуемых от фамилий каких-либо лиц. Введение в Биокодекс такого грамматического пособия несомненно очень полезно.

При каких условиях Биокодекс может вступить в силу? Это произойдет, если соответствующие международные органы, ответственные за специальные Кодексы, т. е. Международный ботанический конгресс (у ботаников), Международный бактериологический конгресс (у бактериологов) и Генеральная ассамблея (у зоологов), одобрят проект Биокодекса и согласятся передать необходимые полномочия Международному комитету по биономенклатуре, и тогда этот комитет определит дату вступления в силу Биокодекса. После принятия Биокодекса специальные Кодексы (МКБН и др.) сохранятся и будут регулировать названия, обнародованные до вступления его в силу, но, как уже было показано выше, ряд правил Биокодекса будет иметь обратную силу.

Почти все новые (по сравнению с МКБН) положения Биокодекса заимствованы из МКЗН. Оба Кодекса, и ботанический, и зоологический, создавались и развивались независимо друг от друга, отражая соответственно ботанические и зоологические, во многом несходные между собой номенклатурные традиции, обусловленные, в определенной мере спецификой в таксономии растительных и животных организмов. Сочетание в Биокодексе разных номенклатурных правил (например, зоологического принципа координации и ботанического принципа автонимии) и явное преобладание в этом Кодексе зоологических номенклатурных норм над ботаническими не может вызвать симпатии к нему со стороны ботаников. Независимость ботанической номенклатуры от зоологической и бактериологической всегда была одним из основных принципов МКБН. Нет никакой необходимости терять эту независимость и в будущем посредством принятия Биокодекса. Введение в ботаническую таксономию неприемлемых, как было показано выше, номенклатурных правил — это путь к дестабилизации и разрушению детально разработанной и хорошо устоявшейся ботанической номенклатуры.

Рассматривая вопрос о том, нужен или нет Биокодекс, нельзя не учитывать и то обстоятельство, что одновременное существование Биокодекса и специальных Кодексов создало бы очень большие трудности для таксономистов, в частности для ботаников, которым пришлось бы осваивать 2 достаточно сложных номенклатурных документа — Биокодекс и МКБН.

Все рациональные нововведения (см. выше), содержащиеся в проекте Биокодекса, могут быть включены в специальные Кодексы, например в очередной МКБН.

В заключение следует отметить, что настоящая статья написана по материалам доклада (Егорова, 1998), сделанного мной на Международной конференции «Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков» (секция «Сосудистые растения»), проходившей в рамках II(X) Делегатского съезда Русского ботанического общества (РБО) (Санкт-Петербург, 26—30 мая 1998 г.). После окончания работы секции было организовано заседание Номенклатурного комитета РБО, на котором состоялось обсуждение проекта Биокодекса. Выступавшие на заседании делегаты съезда: В. Е. Аветисян, И. О. Бузунова, В. М. Виноградова, Л. И. Малышев, М. С. Новоселова, И. В. Соколова, О. В. Чернева, И. А. Шанцер и др. — выразили согласие с содержащимися в докладе критическими замечаниями, касающимися проекта Биокодекса. Негативно к проекту Биокодекса в целом или к ряду его новых положений отнеслись также и ботаники, которые не смогли присутствовать на заседании Номенклатурного комитета, но выразили свое мнение в личной беседе с автором настоящей статьи. Это К. Л. Виноградова, Э. Ц. Габриэлян, Д. В. Гельтман, А. Г. Еленевский, Р. В. Камелин, С. Р. Майоров, Ю. Л. Меницкий, В. С. Новиков, М. Г. Пименов, А. К. Скворцов и Н. Н. Цвелев.

Обсуждение Номенклатурным комитетом проекта Биокодекса завершилось принятием следующих решений: 1) проект Биокодекса, построенный на принципах зоологической номенклатуры, понижающий в номенклатурных правах ботанические таксоны и разрушающий давно сложившиеся и хорошо устоявшиеся ботанические номенклатурные традиции, является неприемлемым для ботаников номенклатурным документом; 2) не одобряя проект Биокодекса в целом, Номенклатурный комитет считает, что содержащиеся в нем отдельные нововведения (некоторые новые термины и ранги, правила о паратаксонах, положение о номенклатурном статусе защищаемых названий, детали регистрации новых названий растений, справочный грамматический аппарат) являются полезными — они могут быть рассмотрены на XVI МБК и включены в очередной МКБН.

Решения Номенклатурного комитета были поддержаны Съездом РБО, что нашло отражение в его резолюции (Резолюция..., 1998).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. Предисловие к русскому изданию (комментарии к Проекту Биокодекса) // Проект Биокодекса: будущие международные правила для научных названий организмов. Третья версия проекта, рассмотренная на заседании Комитета в Эгеме (Соединенное королевство) 8—10 марта 1996 г. / Пер. с англ. Т. В. Егоровой и М. В. Агабабян. СПб., 1997. С. 5—11.

Егорова Т. В. Биокодекс (3-я и 4-я версии Проекта) и традиционная ботаническая номенклатура // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл. на II(X) съезде

Русского ботанического общества (26—29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб., 1998. С. 145—146.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) / Пер. с англ. Т. В. Егоровой и В. Н. Гладковой. СПб., 1996. 191 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры / Пер. с англ. И. М. Кержнера. Л., 1988. 203 с.

Проект Биокодекса: будущие международные правила для научных названий организмов. Подготовили и отредактировали В. Гройтер, Д. Л. Хоксворт, Дж. МакНил, М. А. Мейо, А. Минелли, П. Х. А. Снит, Б. И. Тиндаль, П. Трехейн, П. Табс (Международный комитет по биономенклатуре при Международном союзе биологических наук и Международном союзе микробиологических обществ). Третья версия проекта, рассмотренная на заседании Комитета в Эгеме (Соединенное королевство) 8—10 марта 1996 г. Переработали В. Гройтер, Д. Л. Хоксворт, Дж. МакНил, М. А. Мейо, Б. И. Тиндаль, П. Трехейн, П. Табс. Пер. с англ. Т. В. Егоровой и М. В. Агабабян. СПб., 1997. 52 с.

Резолюция II(X) Делегатского съезда Русского ботанического общества // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 145—146.

Draft BioCode: the prospective international rules for the scientific names of organisms. Prepared and edited by W. Greuter, D. L. Hawksworth, J. McNeill, M. A. Mayo, A. Minelli, P. H. A. Sneath, B. J. Tindall, P. Trehane & P. Tubbs (the IUBS/IUMS International Committee for Bionomenclature). Third draft, revised at a meeting of the Committee at Egham, U. K., 8—10 March 1996, by W. Greuter, D. L. Hawksworth, J. McNeill, M. A. Mayo, B. J. Tindall, P. Trehane & P. Tubbs // Taxon. 1996. Vol. 45. N 2. P. 349—372.

Draft BioCode (1997): the prospective international rules for the scientific names of organisms. Prepared and edited by W. Greuter, D. L. Hawksworth, J. McNeill, M. A. Mayo, A. Minelli, P. H. A. Sneath, B. J. Tindall, P. Trehane & P. Tubbs (the IUBS/IUMS International Committee for Bionomenclature). Fourth draft, revised at a meeting of the Committee at Egham, U. K., 21—25 April 1997, by W. Greuter, D. L. Hawksworth, J. McNeill, A. Minelli, B. J. Tindall, P. Trehane & P. Tubbs // Taxon. 1998. Vol. 47. N 1. P. 127—150.

International code of botanical nomenclature (Tokyo code) adopted by the Fifteenth International Botanical Congress, Yokohama, August—September 1993. Königstein, 1994. 389 p. (Regn. Veg.; Vol. 131).

International code of zoological nomenclature, third edition adopted XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. London, 1985. 338 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: egorova@herb. bin. ras. spb. ru

Получено 4 XI 1998

SUMMARY

The critical analysis of the new provisions of the Draft BioCode and comparing ones with the current botanical nomenclature are given. Differences between the fourth draft (Draft BioCode..., 1998) and the third one translated into Russian in 1997 (Проект Биокодекса..., 1997) are shown. The BioCode is intented to govern only the nomenclature of all organisms, while the current special Codes would remain operational for pre-BioCode names. However some rules are retroactive. The putative operational date of the BioCode has been changed from 1 January 2000 to 1 January 200n.

The Draft BioCode contains several new terms: «published name, established name, accepted name and accetable name» instead «effectively published name, validly published name, correct name and legitimate name», respectively. Introduction of the above new terms does not seem necessary and using them simultaneously with the old terms (the latter ones will remain in special Codes) could lead to errors. Botanical term «nomenclatural type» is somewhat better than the term «name-bearing type» taken from zoology. Other new terms such as «replacement name» instead of «avowed substitute», «homotypic and heterotypic synonyms» instead of «nomenclatural and taxonomic synonyms», respectively, as well as the term «parataxon» and the all rules concerning parataxa are desirable.

It is impossible to accept the rank groups, also taken from zoological nomenclature and the provision connected with them that the principle of priority is not mandatory at ranks of tribe, subtribe, section, subsection, series, varietas and more lower ranks. Some categories mentioned above, such as tribe, subtribe, section and subsection are of great significance for botanical taxonomic systems. The absence of above ranks in zoology is not a serious reason for decrying their nomenclatural role in botany.

It is not clear why the zoological provision on the coordinate names introduced into the BioCode is more preferable than the botanical rule on autonyms. It is strongly incorrect to transfer pre-BioCode botanical subgenera to the rank of infragenera, i. e. to a new rank, which is intermediate between subgenus and section. It means that only future subgenera will be real subgenera.

Botanical nomenclature is very punctual. Therefore it is doubtful that botanists will approve the new rule (Article 41.1) that the indication of authors of new combinations would become optional. This rule will lead to a loss of relevant information.

Registration of new organism names seems a useful procedure. However, it is quite impossible to agree that under Article 13.2 the date of a name is that of its registration. Besides, this Article is contrary to Principle IV and Article 19.1, which provide that the nomenclature of a taxon is based upon priority (precedence by date) of publication.

Provision of the Draft BioCode on Protected names and their nomenclatural status is appropriate.

According to the BioCode (Article 8.2) a name of a new taxon (to be established) must be accompanied by Latin or English description or diagnosis. This rule can lead to the disappearance of the knowledge of Latin and to a loss of contact with scientific heritage.

The BioCode will include the grammatical guidance (Annex) on termination in names and epithets, etc. The idea of the Annex is fine.

The Draft BioCode has been discussed at the International conference «Problems of the botanical sciences at the boundary of XX and XXI centuries» at the II(X) Congress of the Russian Botanical Society (RBS) (26—30 May 1998, St. Petersburg). The Nomenclature Committee of the RBS has adopted the following decisions: 1) the Draft BioCode based mainly on provisions of zoological nomenclature is unacceptable for botanists as the new nomenclatural document since it decries nomenclaturally botanical taxa and destroys elaborated and well established botanical nomenclature; 2) not approving the Draft BioCode as a whole, the Nomenclature Committee considers that some parts of the BioCode (some terms and ranks, provisions on parataxa and Protected names, some details of registration of new names, Annex) are desirable and could be incorporated into the botanical Code. These decisions have been supported by the Congress (Резолюция..., 1998).

УДК 581.4

© И. С. Антонова, О. В. Азова

АРХИТЕКТУРНЫЕ МОДЕЛИ КРОНЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

I. S. ANTONOVA, O. V. AZOVA. ARCHITECTURAL MODELS OF TREE CROWNS

Рассмотрены предложенные в литературе признаки для описания формы кроны древесных растений и принципы построения архитектурных моделей дерева. Конструкцию кроны дерева умеренной зоны можно представить как иерархию структурных элементов: 1) побег, 2) малолетняя разветвленная система побегов, 3) ветвь от ствола, 4) крона, 5) система крон многоствольного дерева. Для растения характерно диалектическое единство колониальности и целостности структуры. На каждом уровне организации структуры дерева проявляются признаки как автономности элементов, так и целостности всего растения.

Ключевые слова: конструкция кроны, архитектурная модель, уровни организации.

В настоящее время в литературе представлены разнообразные подходы к изучению кроны древесных растений и созданию моделей их архитектуры. Однако сведения о структуре ветви и кроны как уровней организации растительных организмов разнородны и отрывочны.

Задача настоящей работы заключалась в том, чтобы, рассмотрев предложенные в литературе принципы построения архитектурных моделей дерева и используемые разными авторами признаки для описания формы кроны, обсудить структурные элементы кроны древесных растений умеренной зоны.

По мнению многих авторов, важным поворотом в исследовании архитектуры растений стали представления о разделении всех живых организмов на 2 группы на основе их структуры: модулярные и унитарные (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978; Harper, Bell, 1979). Это направление активно развивается последние 30 лет. Существует также мнение, что идея модулярности растений принадлежит античности (Cusset, 1982).

В XVIII—XIX вв. идея о колониальной структуре растительных организмов неоднократно обсуждалась в европейской литературе. В сочинениях Линнея и его учеников (Lofling, Linnaei, 1749; Dahlberg, Linnaei, 1755) образование стеблей и ветвей сравнивается с развитием полипов кишечнополостных. Согласно N. Dahlberg, C. Linnaei (1755), каждая почка дает начало новой особи, которая остается фиксированной на родительской особи. Аналогию между ростом растений и колониальных животных проводили Эразм Дарвин в 1800 г. (Darwin, 1800) и Чарльз Дарвин в работе 1839 г. «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле „Бигль"» (см.: Дарвин, 1976).

В ботанической литературе попытки расчленения тела растения на структурные единицы предпринимались давно. Эразм Дарвин (Darwin, 1800: 1) заметил, что «каждая почка дерева является индивидуальным растительным существом и ...дерево поэтому есть семейство или толпа индивидуальных растений, подобно полипам». Один из ведущих ботаников XIX в. A. Gray (1849) также считал, что почка у растения является особью, а побег представляет собой последовательность индивидуальных растительных членов, в то время как во всем растении с трудом можно различить признаки индивидуальности. Побег как морфологическую растительную особь охарактеризовал A. Braun (1855) в обзоре об индивидуальности у растений. Как справедливо отметил J. White (1979), идея Braun о побеге как единице конструкции растений обрела второе рождение в XX в. с выходом в свет работ F. Hallé, R. Oldeman и P. Tomlinson (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978).

Обычно авторы дают свое собственное, более узкое определение модуля, которое свойственно той группе организмов, которой эти ученые занимаются. Например, J. Harper с соавт. (1986: 3) считают, что строгого определения модуля не существует, а в широком смысле «модулем является многоклеточная единица структуры, которая повторяется в процессе роста». Теория модулярности, которая суммировала идеи и результаты работ Hallé, Oldeman, Tomlinson и др., оформилась в работе J. Harper и A. Bell (1979). В ней следующим образом охарактеризованы модулярные и унитарные организмы: у организмов с унитарной конструкцией (большинство животных) рост закрытый, количество частей детерминированное, типы частей (органов) обычно многочисленны и различны по выполняемым функциям; у модулярных организмов (большинство растений и колониальных животных) рост открытый, количество частей недетерминированное, типов частей обычно несколько и одна часть может иметь разнообразные функции по причине организационной пластичности. Организмы с модулярной конструкцией могут быть разделены на две подкатегории: колониальные (части остаются прикрепленными друг к другу) и фрагментарные (индивидуальные раметы становятся изолированными друг от друга).

Рассмотрение растений и животных как унитарных и модулярных организмов открывает новые возможности для исследования взаимодействий живых организмов, их роли в том или ином сообществе, их эволюции. Принятые в литературе законы экологии, демографии, эволюции живого мира построены на изучении животных — унитарных организмов, и были перенесены на растения без учета их специфических особенностей.

Форма колониального организма может зависеть от накопления мертвых модулей в прошлом, и в отличие от унитарных организмов большая часть тела таких модулярных организмов представляет собой накопленную «некромассу» мертвых модулей (Harper et al., 1986). Это свойство модулярных организмов играет важную роль в создании структуры сообщества леса, коралловых рифов, торфяных болот. Такие сообщества имеют архитектуру, которая является скоплением мертвых модулей, несущих тонкую оболочку активных питающих модулей (полипы, побеги или зеленая часть гаметофита).

Как полагают сторонники идеи модулярности растений (Williams, 1986), важной особенностью модулярных организмов, позволяющей им приспосабливаться к внешним условиям, является то, что форма растительного организма сильно изменяется на основе одного генотипа в зависимости от условий среды (например, раметы в пределах одной генеты). Старение у модулярных организмов, возможно, сильно задерживается или вообще отсутствует. Некоторые авторы (Harper et al., 1986) считают маловероятным, чтобы жизнь генеты у большинства модулярных организмов имела определенную продолжительность; представители многих видов, вероятно, потенциально бессмертны. В этом случае явление старения у растений выражается скорее на уровне модуля, чем на уровне генеты. Вероятно, различия между биологией модулярных и унитарных организмов более глубокие, чем классические представления о свойствах животных и растений.

Современные представления о модулярной конструкции признают высокую степень физиологического взаимодействия между различными модулями (Tomlinson, 1982), несмотря на утверждения многих авторов о колониальности структуры растений. R. Hardwick (1986) полагает, что взаимоотношения между побегами на растении представляют собой скорее кооперацию, чем конкуренцию.

По мнению Hallé (1986), идея модулярности растений значительно повлияла на становление морфологических терминов, используемых при определении и распознавании основной единицы конструкции растения («article» — фр.) (Prevost, 1967; Hallé, Oldeman, 1970), позже переведенной как модуль («module» — англ.) (Harper, White, 1974). Определение модуля (article) было дано в 1967 г. M. Prevost. Модули — это «простые морфогенетические побеговые единицы с детерминированным ростом, постоянные в своем выражении, происходящие одна из другой в результате симподиального нарастания» (Prevost, 1978: 223). Образующийся симподий является линейным и ветвится в 1 или 3 плоскостях. Важной особенностью этого определения, по мнению Prevost, является ограничение апикальной активности модулей и, следовательно, симподиальная конструкция растения; дифференциация апикальной меристемы модуля может заканчиваться не только образованием цветка, но и развитием усика, шипа или паренхиматизацией апикальной меристемы. Hallé (Hallé et al., 1978; Hallé, 1986) и Prevost (1967, 1978) использовали термин «модуль» в очень узком смысле — для определения единицы конструкции древесных растений. Очевидно, что при таком понимании возникают трудности в терминологии, например при определении модулярности конструкции растений с моноподиальным ростом. Harper с соавт. (Harper, Bell, 1979; Harper et al., 1986) дали более расширенное применение термина «модуль» (см. выше). Концепция Harper и Bell (1979) о делении живых организмов на унитарные и модулярные оказалась очень полезной и получила широкое признание. Применение ими термина «модуль» является более удачным и предпочтительным.

Огромное количество работ по исследованию структуры растений появилось после выхода в свет монографии Hallé, Oldeman (1970) и позднее Hallé с соавт. (1978), поставивших архитектуру растения основным предметом изучения. Архитектура дерева является результатом развития меристем (Hallé, Oldeman, 1970), поэтому для изучения структуры дерева следует использовать свойства и поведение меристем. Oldeman в 1978 г. (Hallé et al., 1978: 267) пытался закартировать их распределение в пологе леса. Анализ свойств меристем может хорошо показывать возрастную структуру растения, рассматриваемого как совокупность частей.

Исследовав около 25 % древесных видов тропического леса, Hallé и Oldeman (1970) предложили для описания архитектуры растений 21 модель, позже (Hallé et al., 1978) — 24 модели, названные авторами по именам выдающихся ботаников мира. При выделении моделей авторы использовали следующие признаки: 1) число апикальных меристем, образующих моноосные или полиосные деревья; 2) репродуктивное и вегетативное состояние меристем, которое определяет моноподиальное или симподиальное строение ветвей и стволов; 3) дифференциация латеральных ветвей и развитие прямой лидирующей оси, формирующей отдельный ствол; 4) воздействие гравитации на апексы, которые производят ортотропные или плагиотропные ветви и оси, изменяющие свое поведение с течением времени; 5) периодичность активности меристемы (постоянный или ритмичный рост и ветвление). Однако J. Fisher (1984) отмечает, что в этих моделях использованы разнородные признаки, определяющие структуру кроны и взаимодействующих частей в кроне. Упомянутые архитектурные модели были построены для тропических растений, выращенных в вазонах при затенении, имитирующем освещенность нижнего полога тропического леса. Такая методика обусловлена стремлением авторов получить данные по архитектурному строению растений в условиях, где влияние среды сведено к минимуму, так как генетическая составляющая архитектуры при этом выражается наиболее ярко. Hallé и Oldeman исследовали развитие растений от семени до первого цветения, так как у старых деревьев среда маскирует их эндогенную структуру.

В умеренной зоне характеристики структуры уловить труднее в связи с жестким давлением среды. Однако Hallé, Oldeman (1970) показали, что модели, полученные на тропических растениях, могут описывать структуру некоторых древесных растений умеренных широт. Они установили, что тип архитектурной модели постоянен для вида и часто для рода (но не всегда: исключение составляют роды с широким ареалом). Семейства бывают богатые или бедные по составу архитектурных моделей, но при этом видовое богатство семейства не коррелирует с разнообразием архитектурных моделей в нем. По мнению Hallé, Oldeman (1970), все модели имеют тропическое происхождение. Состав и процентное отношение моделей в сообществах Африки, Азии и Америки одинаковы. Но по мере удаления от тропиков к северу архитектурных моделей становится меньше. Суровость климата уничтожает часть моделей, и только некоторые, наиболее устойчивые, достигают высоких широт. Только конкурентоспособные модели могут выжить в неблагоприятных условиях. Hallé, Oldeman (1970) выявили, что в тропических и умеренных лесах преобладают модели **Troll** и **Rauch**, имеющие общие характеристики: равноценность надземных осей (все оси ортотропные или плагиотропные) и интенсивное ветвление. Эти свойства были отобраны в ходе эволюции, так как они обеспечивают высокую гибкость развития кроны и позволяют дереву легко восстанавливать поврежденные части.

P. Ashton (1978), исследовав распределение представителей разных типов архитектурных моделей в тропическом лесу, показал, что существует тенденция к разделению архитектурных моделей на теневые и световые: одни модели чаще встречаются у светолюбивых видов, другие — у теневыносливых.

Некоторые модели, представленные в тропиках деревьями, на севере встречаются лишь у кустарников и трав. Травы появились в результате ускоренной последовательной дифференциации при уменьшении длительности жизненного цикла некоторых моделей, что привело к повышению выносливости модели без ее изменения. Миниатюрный вид способен внедриться в более суровые условия с сухим и холодным климатом. На примере травянистых и древовидных видов сем. *Campanulaceae* Т. В. Шулькина (1993) показала, что структура травянистого растения построена по тем же законам, что и структура древесных форм, при этом тип модели не изменяется. Шулькина (1993) выявила несколько направлений преобразований моделей: 1) сокращение размеров модели; 2) сокращение продолжительности жизненного цикла до одного года при сохранении архитектурной модели; 3) сохранение архитектурной модели, но модули постоянно отмирают; 4) направление роста архитектурной модели изменяется, она становится плагиотропной — «лежит» на поверхности земли.

Обсуждая вариации архитектурных моделей и границы применимости своих архитектурных построений, Hallé (1978) показал, что существуют 3 причины изменения архитектурных моделей у одного вида. Первая причина — особи разного пола одного вида могут иметь разные архитектурные модели. Так, женские особи *Cycas circinalis* L. имеют моноподиальный ствол и описываются моделью **Corner**, а мужские — симподиальный ствол и описываются моделью **Chamberlain**. Второй причиной являются резко довлеющие экологические условия. Например, *Isertia coccinea* Vahl. на свету развивается по модели **Scarrone**, но при сильном затенении переход к цветению задерживается и структура растения описывается моделью **Rauh** (Barthelemy, 1986). Эти модели различаются скоростью образования боковых ветвей и возможностью (или невозможностью) перехода в генеративное состояние. Известно, что ветвление оси задерживается в связи с возникновением репродуктивных органов, а развитие последних в значительной степени зависит от экологических условий, в том числе от количества света (Василевская, 1957). Затенение не способствует переходу растения к генеративному состоянию. Третья причина связана с изменением генома в результате мутаций.

Признаки, использованные Hallé, Oldeman (1970) для построения моделей, относятся к разным особенностям строения и поведения меристем по значимости для организации тела растения. Описанные выше изменения архитектуры растений вполне объяснимы, не противоречат общей концепции архитектурных моделей и не мешают идентифицировать структуру дерева как принадлежащую данному виду.

Hallé (1986) дал подробные характеристики 3 архитектурных элементов: единицы морфогенеза, модуля и архитектурной модели (рис. 1), с помощью которых можно описывать рост и форму воздушной части семенных растений. ***Единицей морфогенеза*** Hallé (1986 : 77) называет вегетативный побег, «хронологические пределы которого определяются единственным периодом непрерывной работы апикальной меристемы». ***Модулем*** (Hallé, 1986 : 78) является «покрытая листьями ось, на которой осуществляется вся последовательность дифференциации, от инициации меристемы, которая создает ось, до репродуктивной дифференциации ее апекса». Модуль сохраняет способность к образованию корней. Не все модули растения эквивалентны. Модули плагиотропной оси могут значительно отличаться от модулей

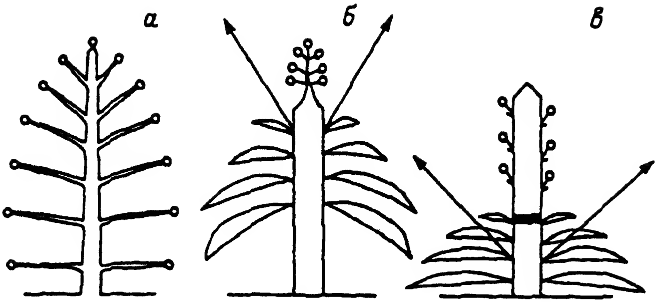


Рис. 1. Архитектурная модель (*а*), модуль (*б*) и единица морфогенеза (*в*), (по: Hallé, 1986: 80).

ортотропных осей. Размеры модулей могут варьировать от растения к растению. ***Архитектурная модель*** является «видимым выражением генетической программы развития растения и представляет полностью развитый сложный план упорядоченной структуры модулей в последовательной конструкции» (Hallé, 1986: 78). Архитектурные модели могут быть полностью модулярными, немодулярными и частично модулярными (рис. 2). К полностью модулярным моделям (рис. 2, *1—4*) относятся 6 моделей (Hallé et al., 1978), у которых апикальная меристема каждого модуля завершает последовательность дифференциации и целиком становится репродуктивной. Это модели **Leeuwenberg**, **Chamberlain**, **Tomlinson**, **Koriba**, **Prevost** и **Holttum** (Hallé, 1986). Частично модулярными моделями (например, **Scarrone** и **Fagerlind**, по: Prevost, 1978) (рис. 2, *5*, *6*) являются те, у которых или ствол, или ветви не являются модулярными, т. е. в создании их структуры принимают участие единицы морфоге-

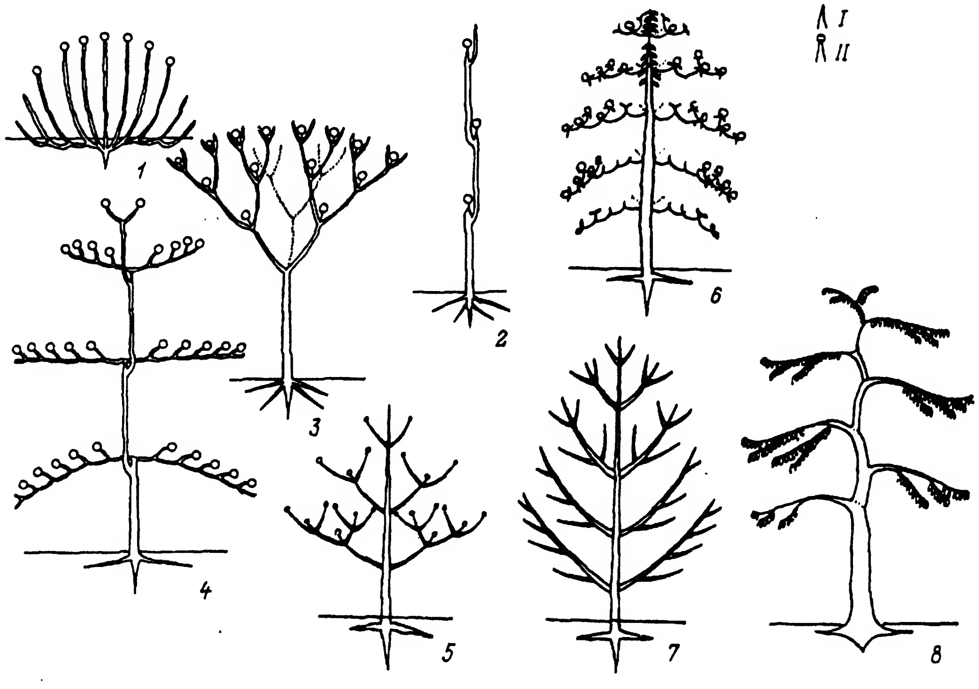


Рис. 2. Типы архитектурных моделей.

1—4 — полностью модулярные модели (*1* — **Tomlinson**, *2* — **Chamberlain**, *3* — **Leeuwenberg**, *4* — **Prevost**), *5*, *6* — частично модулярные модели (*5* — **Scarrone**, *6* — **Fagerlind**), *7*, *8* — немодулярные модели (*7* — **Rauch**, *8* — **Troll**). I — недетерминированная ось, *II* — ось с терминальным соцветием. (*1—4* — по: Hallé, 1986: 80; *5*, *7* — по: Barthelemy, 1986: 90; *6*, *8* — по: Tomlinson, 1978: 188, 189).

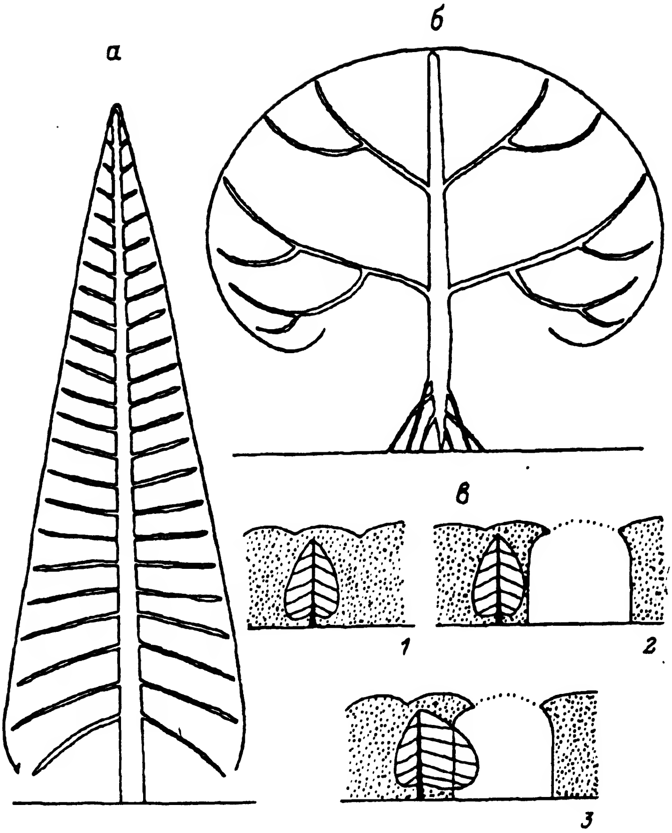


Рис. 3. Увеличение размеров одной архитектурной модели («гигантизм» (по: Hallé, 1986: 81).

а — у *Araucaria columnaris*, *б* — у *Musanga cecropioides*; *в* — слабая и неполная реакция моно-модели дерева на изменения среды (*1* — дерево в лесу; *2* — выпадение соседнего дерева создает окно, которое образует боковое освещение; *3* — моно-модель дерева реагирует деформацией кроны, но она не способна заполнить окно и полностью использовать доступный свет).

неза, а не модули. Немодулярные модели (рис. 2, *7*, *8*), например модель **Rauh** (Barthelemy, 1986), в своей структуре не содержат модулей.

Согласно Hallé (1986: 79), из трех архитектурных элементов можно схематически вывести широкое разнообразие форм с помощью двух видов преобразований: «увеличения размеров» (gigantism) (повторения модулей или единиц морфогенеза внутри модели, модель сама остается единичной) и «повторения» («repetition») (многократное повторение архитектурных моделей) (рис. 3, 4). Предполагается, что они могут иметь филогенетическое значение, причем повторение является более продвинутым преобразованием, чем увеличение размеров.

Hallé (1986) рассматривает 3 основных типа развития у семенных растений, в которых каждый из этих трех структурных элементов может: 1) оставаться единичным: элементы остаются маленькими или даже становятся «миниатюрными», как травы (Hallé et al., 1978); 2) оставаться единичными, но при этом увеличиваться в размерах (гигантизм), как у некоторых деревьев; 3) сохранять свои размеры в пределах некоторого узкого интервала, но увеличиваться в числе повторений, чтобы создать большие организмы (такие, как большинство деревьев). «Увеличение размеров» (гигантизм) относительно редко встречается среди семенных растений (например, у представителей сем. *Myristiaceae*, у некоторых пионерных деревьев тропиков из родов *Anthocephalus, Solanum, Cecropia*). «Повторение» единицы морфогенеза приводит к развитию побега с ритмичным ростом и обычно с латерально располо-

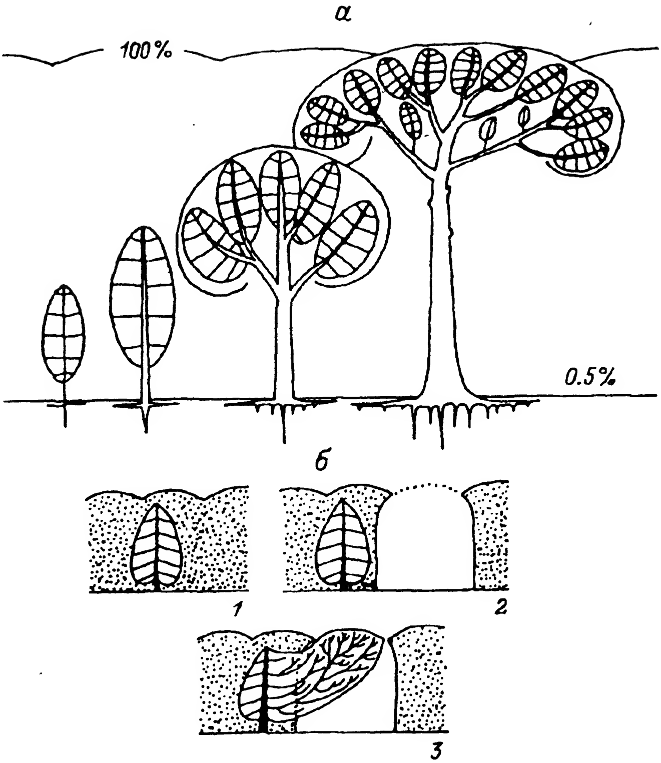


Рис. 4. Многократное повторение (по: Hallé, 1986: 83).

а — процесс повторения, примененный к архитектурной модели (обозначены относительные уровни освещения вне полога и внутри полога леса); *б* — реакция мульти-модели дерева, образованной многократным повторением, на изменение условий среды (*1* — дерево в лесу; *2* — выпадение соседнего дерева создает окно, которое образует боковое освещение; *3* — колониальное дерево реагирует процессом многократного повторения, чтобы заполнить окно полностью и использовать весь доступный свет).

женными репродуктивными структурами. Такие побеги должны легко обнаруживаться у многих видов древесных. «Повторение» модуля дает модулярную архитектурную модель: точное и регулярное расположение модулей обычно характерно для видов на ранних стадиях жизни. Приложимое к самой архитектурной модели «повторение» приводит к колониальной структуре, характерной для кроны многих взрослых древесных растений. Это особое «повторение», дающее мульти-модель дерева, начинается обычно с активации спящих меристем. Такое повторение было названо «многократным повторением» (Oldeman, 1974).

Идея о многократном повторении была высказана еще в XIX в. (Braun, 1855) и тщательно разработана более чем через 100 лет (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé, 1978; Hallé et al., 1978). По Braun, побеги многократного повторения влияют «на облик растения», «характерные формы кроны деревьев зависят от пропорции жизненности и обилия побегов многократного повторения на главном стебле или стволе дерева» (цит. по: White, 1979: 113).

Существенно, что многократное повторение обычно почти целиком рекапитулирует архитектурную модель. Основная модель является «инициальным комплексом» дерева, который, многократно повторяясь, создает «многократно повторенный комплекс» (White, 1979: 119). Архитектура взрослых деревьев может быть интерпретирована как популяция архитектурных моделей (White, 1979). Это хорошо заметно у тропических растений и гораздо хуже у деревьев умеренной зоны (в связи с жестким давлением среды на последних). По мере роста дерева размер частей, которые многократно повторяются, имеет тенденцию к уменьшению, и в конце концов только части «инициального комплекса» или модели рекапитулируются.

Многократно повторенные комплексы архитектурных моделей внутри кроны дерева образуют популяции комплексов (White, 1979). Примерами такого многократного повторения может быть раскидистая крона *Ficus benghalensis* L., которая разрастается с помощью массивных опорных корней и может достигать окружности в 530 м в возрасте 300 лет (Troll, 1973). Еще более ярко такие популяции заметны в клонах древесных, где элементами метапопуляции являются отдельные раметы. R. Griggs (1938) описал полегание и укоренение ветвей елей, которые растут потом прямо вверх, создавая еловые «атоллы» на пределе распространения деревьев в горах. Полегание базальных боковых ветвей — обычная особенность ив и хвойных Арктики (Cooper, 1923), что выражается в зарослях рамет. У кустарниковых видов *Eucalyptus*, формирующих обширные заросли мали, побеги многократно повторяются, образуясь из спящих почек лигнотубера (Mullette, 1978).

Выявлено 2 основных вида повторения (Castro e Santos, 1980): травматическое (как реакция на повреждение архитектуры, например при обкусывании травоядными или при механическом повреждении ветром) и «адаптивное» (повторение архитектурных моделей происходит без предшествующего повреждения, для лучшего освоения доступных ресурсов — света, минеральных веществ и воды). Комплекс «многократного повторения» архитектурных моделей представляет собой более выгодный ответ на разнообразие внешних условий в отличие от «увеличенной в размерах» архитектурной модели, которая имеет меньшие возможности адаптации.

P. Tomlinson (1978) показал, что тип ветвления (силлептический и пролептический), периодичность ветвления, направление роста ветвей (плагиотропия и ортотропия) вносят разный вклад в формирование тех или иных архитектурных моделей.

Архитектура дерева может легко и сильно изменяться в зависимости от характеристик многократного повторения, которые легко варьируют под воздействием среды, и это вызывает значительную трудность при описании структуры крон взрослых деревьев. Показано (Tomlinson, 1982; Fisher, 1984), что виды, представляющие одну и ту же модель, в результате воздействий среды могут иметь разную форму кроны. Несмотря на пластичность развития побеговой структуры деревьев в разных природных условиях, типы конструкции остаются узнаваемыми, что, по мнению Prevost (1967), имеет определенное экологическое значение. Многие средиземноморские деревья (например, *Quercus calliprinos* L., *Ceratonia siliqua* L., виды *Rhamnus*) могут развиваться и как типичные деревья с видимым стволом и поднятой кроной, и как низкие стелющиеся кустарники. Было показано, что пластичность развития таких растений не определяется альтернативными архитектурными моделями, а «является результатом динамических внутренних и связанных со средой коррелятивных отношений между соседними ветвями» (Novoplansky, 1995: 31).

Следствием представлений о модулярности растений стал популяционный подход изучения растительных организмов. Он основан на том, что растение можно представить как популяцию частей (листьев, почек или побегов), так как такие части — единицы структуры — рождаются, растут и отмирают аналогично тому, как это происходит с отдельными особями в обычной популяции. White (1979) предложил термин «метапопуляция» для обозначения скоплений частей растений, которые происходят из единственной генетической особи и отличаются от обычных популяций, образованных генетически различными организмами. Он подчеркнул, что исследования по конкуренции особенно удобно проводить, рассматривая растение как метапопуляцию частей. F. Bazzaz, J. Harper (1977) показали, что для изучения роста отдельных растений можно применять демографические методы. Демографический подход применяется для исследования травянистых растений (Noble, 1976; Huiskes, 1977; Clegg, 1978 — все цит. по: Maillette, 1982a; Abul-Fatih, Bazzaz, 1980; Hunt, Bazzaz, 1980), и лишь немногие работы посвящены совокупностям почек и побегов деревьев (Maillette, 1982a, б, 1987; Wilson, 1989, 1991). Крона дерева при таком подходе рассматривается как совокупность побегов и почек. Демографы растений анализируют частоты длин совокупностей побегов у ветвей и в кроне, определяют значения скоростей образования (рождения) новых побегов и скоростей отмирания (смерти) старых побегов. На основе этих данных строится популяционная модель для совокупностей побегов на растущих ветвях.

Исследуя кроны *Quercus coccinea* Muenchh., *Acer rubrum* L., *Picea rubens* Sarg., *P. abies* (L.) Karst., *Pinus strobus* L. по характеристикам частот встречаемости побегов разной длины за последний год, B. Wilson (1989) обнаружил, что совокупности побегов для 5 рассмотренных видов имели сходный тип распределения по длине — логарифмически нормальный. Он показал, что у разных видов свойства побегов могут существенно различаться, в частности для ели установление модальной частоты не зависело от размера совокупности: распределение имело один и тот же тип при любом объеме совокупности. Логарифмически нормальный характер также имели распределения удлиненных побегов по длине у случайно выбранных ветвей *Pinus nigra* var. *maritima* (Ait.) Melville (Maillette, 1982a).

Взаимоотношения между побегами на ветви и в кроне при демографическом подходе описываются в терминах популяционной биологии. Так, основываясь на том, что в совокупности растений логарифмическое распределение размеров рассматривается как признак конкуренции и переполнения пространства (Harper, 1967), L. Maillette (1982a) трактует факт логарифмически нормального распределения побегов по длине как знак конкуренции между побегами за питательные вещества.

Wilson (1989) сделал попытку создать компьютерную модель, которая бы моделировала рост совокупностей побегов, используя уравнения и вероятности для вычисления числа и длин новых побегов, образованных родительскими побегами. В основе модели лежит следующее положение: отношение числа и длин побегов к длине родительского побега является одним и тем же для всех ветвей у данного вида независимо от возраста ветви и ее общей скорости роста. Модель создает совокупности новых побегов при определенной скорости роста главной оси поэтапно от года к году. Особенности моделированных совокупностей новых побегов для данных видов совпадают со свойствами совокупностей реальных побегов. Для исследования характеристик структуры дерева на уровне побега данный подход представляется вполне успешным.

Maillette (1982б) представила детальное количественное описание динамических изменений в структуре дерева рода *Betula* (т. е. рост ветвей и почек), которые приводят к цилиндрической кроне у свободно растущих деревьев. Оказалось, что нижние латеральные ветви характеризуются меньшим ветвлением, имеют более высокую частоту встречаемости коротких побегов и более короткие длинные побеги. У этого вида верхние и нижние ветви образованы совершенно разными совокупностями побегов, что влияет на форму кроны. По мнению Maillette (1982б), обнаруженные различия в структуре ветвей являются следствием влияния окружающей среды. На наш взгляд, различия в структуре и составе ветвей в разных частях кроны в большей степени связаны с разным возрастом ветвей и временем их заложения в кроне. Maillette (1982a) изучала выживаемость укороченных побегов *Pinus nigra* var. *maritima*, ее изменчивость по годам, по положению в структуре ветви, применяя демографический подход. Кривые выживаемости, построенные Maillette (1982a) для укороченных побегов, имели вид кривых I типа по классификации R. Pearl (цит. по: Maillette, 1982a: 105). Такой же тип имели кривые выживания для укороченных побегов *Abies veitchii* Lindl., вычисленные M. Kimura (1963; Kimura et al., 1968). Таким образом, смертность укороченных побегов увеличивалась с их возрастом. Построение кривых выживаемости несомненно представляет большой интерес и дает новый взгляд на растения. Но этот подход не учитывает взаимоотношения между совокупностями побегов и почек и совсем уводит исследователя от понимания растения как целостного организма.

Пытаясь подобрать переменные, описывающие дерево как целостную систему, которые позволили бы предсказать выживаемость различных органов на растении, Maillette (1982a) пришла к выводу о невозможности создания такой модели на современном уровне развития науки в связи с отсутствием большого количества параметров. Maillette (1987) провела демографическую перепись почек, изучила распределения побегов по длине у особей *Betula cordifolia* Regel и показала, что эти параметры недостаточны, чтобы отвечать за видимые различия в форме крон особей в разных сообществах.

Популяционный подход выявил существование промежуточных уровней между побегами и кроной, так как признаки побега недостаточны для описания формы дерева и ветвей ни в стационарных, ни в изменяющихся условиях среды.

Исследованию архитектурных характеристик внутри кроны посвящено много работ. В них рассматриваются как качественные (Hallé et al., 1978), так и количественные (например, см. обзор Fisher, 1984) признаки растений. Тем не менее взаимоотношения между параметрами уровня побегов и формой кроны все еще не выяснены. Разбирая строение формы кроны *Alstonia scholaris* R. Br. и *A. macrophylla* Wall., Fisher (1984) показал, что за формирование совершенно разных форм крон ответственны признаки модулей (длина), законы их повторения и соотношение выживаемости этих модулей. Он подчеркнул влияние на форму кроны силы и продолжительности жизни латеральных ветвей, расположения листьев и относительного различия в скоростях роста лидера и латеральных модулей.

Некоторые геометрические параметры архитектуры растений (углы между ветвями, длина ветвей) остаются постоянными независимо от того, где произрастает особь — в тени или на свету (Kempf, Pickett, 1981; на примере 4 видов кустарников). В то же время знания длины побегов и угла между ними недостаточно для предсказания структуры ветви (Fisher, 1978; на примере *Terminalia catappa* L.).

P. Del Tredici (1991) исследовал структуру кроны *Ginkgo biloba* L. в онтогенезе. Он показал связь некоторых особенностей формы кроны с углом между ветвями и с разными типами побегов. Им выделены 2 типа побегов, формирующих крону в зависимости от их функций (Del Tredici, 1991 : 163): длинные побеги отвечают за рост растения в высоту и ширину, образуют новые почки и таким образом формируют «оси исследования»; короткие побеги образуют листья и репродуктивные органы, не ветвятся и формируют «оси эксплуатации».

Проанализировав большой объем литературы, Fisher (1984) пришел к выводу, что признаками, позволяющими определять крону дерева издали, являются древесный скелет и листовая поверхность. Древесный скелет Fisher (1984) описывает на основании следующих признаков: 1) степень апикального доминирования ветвей и апикальный контроль лидирующей оси; 2) симметрия оси (филлотаксис и часто реориентация листьев); 3) относительная сила и доминирование латеральных ветвей, что устанавливает систему порядков на ветви (варьирует с возрастом или продолжительностью жизни ветви, короткие против длинных побегов (обычно у деревьев умеренной зоны) и пролептическое против силлептического развития ветви (последнее обычно у тропических деревьев)); 4) геометрия ветви (наклон и азимутальная ориентация сегментов ветви и их длина); 5) реориентация осей. При этом листовая поверхность определяется следующими признаками: 1) филлотаксис побега, 2) ориентация листьев, 3) произрастание листьев пучками на укороченных побегах, 4) вариации в длине междоузлий, 5) продольное распределение листьев вдоль ветви (относительные скорости рождения и отмирания листьев определяют распределение листьев на ветви у вечнозеленых растений).

Нам представляется, что признаки, выделяемые Fisher (1984) как «листовая поверхность» и «древесный скелет», в значительной степени перекрываются. Так, филлотаксис побега, длина междоузлий, присутствие пучков листьев на укороченных побегах и продольное распределение листьев вдоль ветви являются несомненно признаками строения побега и, вероятно, определяют особенности некоторых дополнительных структурных единиц древесного скелета. Древесный скелет из крупных ветвей сильно подвержен влиянию среды и может быть сходен у разных видов. Листовая поверхность имеет меньшее значение, так как, например, у разных видов рода *Quercus* или видов внутри рода *Tilia* она сходна. Различение видов внутри рода

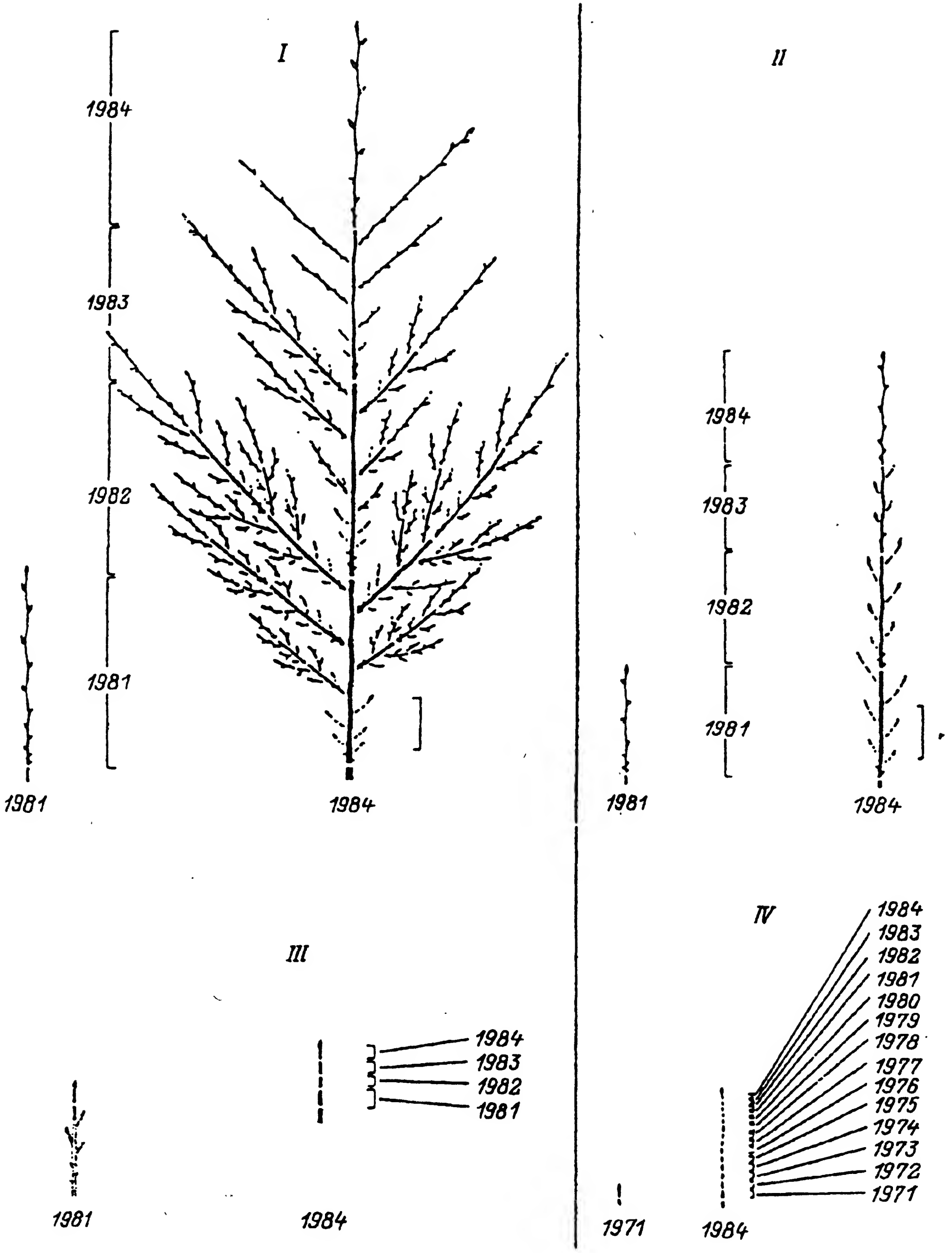


Рис. 5. Фазы роста (I—IV) бука (модель): с левой стороны представлена лидирующая ось в состоянии на 1981 г., справа — результат ее развития после трех лет (1984 год) (границы между годами обозначены черными линиями) (по: Roloff, 1991: 120).

Масштабная линейка — 10 см.

возможно на основе особенностей скелета тонких ветвей — дополнительных структурных единиц, которые создают узнаваемость скелета.

Некоторые особенности развития верхушки кроны на основании характеристик побегов представлены A. Roloff (1991). Изучая верхушечные ветви деревьев *Fagus sylvatica* L., он обнаружил, что их структура закономерно изменяется с возрастом

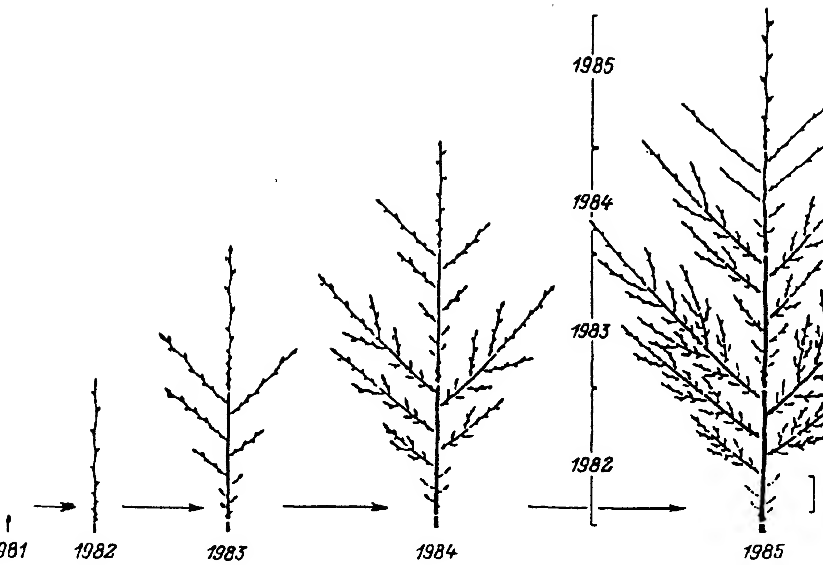


Рис. 6. Детальная иллюстрация роста в течение 4 лет нормально разветвленного дерева бука (фаза первая) (по: Roloff, 1991: 119).

Масштабная линейка — 10 см.

кроны (рис. 5), проходя следующие фазы развития: 1) образование ветвей с крупными многолетними побегами с интенсивным ветвлением и с организацией, характерной для вида (рис. 6); 2) побеги на ветвях становятся короче, падает частота ветвления; 3) ветви образуют только укороченные побеги, которые не ветвятся; 4) происходит отмирание ветвей, появляются большие оголенные участки ветвей, лишенные побегов с листьями, таким образом формируется кнутоподобная структура ветвей. Эта фаза характеризуется отмиранием частей кроны и беспорядочным расположением в ней ветвей. Roloff (1991) подтвердил высказывание Hallé с соавт. (1978) о том, что прирост в высоту терминальных побегов уменьшается после прохождения кульминационной точки (2-я фаза по Roloff). Сходные фазы роста и развития верхушек деревьев наблюдаются с небольшими видовыми модификациями и у других широколиственных видов (дуб, клен, береза, ива, ясень) (Roloff, 1989). Ясный морфологический подход Roloff позволяет решать задачи по оценке жизненности деревьев и может быть использован при дистанционной оценке состояния лесов по аэрофотоснимкам.

P. Gleibner, H. Froebe (1995) обнаружили 3 типа стрессовых реакций особей у 11 древесных видов, выросших в городских условиях: 1) тип Tilia (виды *Tilia, Acer, Quercus, Platanus*) — преждевременное сбрасывание боковых побегов и развитие «панических побегов» (т. е. плагиотропных многократных повторений, возникающих на здоровых участках скелетных ветвей), 2) тип Aesculus (виды *Aesculus*) — постепенное подавление латерального ветвления, 3) тип Fagus (виды *Fagus*, представители сем. *Rosaceae*) — редукция роста в длину и отсутствие «панических побегов». Таким образом, неспецифические реакции среды вызывают изменения побеговых систем у древесных растений.

При подробном исследовании структур кроны у особей одного вида часто выделяют несколько типов крон. W. Remphrey, C. Davidson (1991) установили существование 3 классов формы кроны у *Fraxinus pennsylvanica* (Vahl) Fern.: «A» — коническая, узкая крона; «C» — широкая, округлая крона; «B» — промежуточная. Регрессионный анализ диаметра крон подтвердил существование 3 четких классов форм, а не непрерывный размах вариаций. Remphrey, Davidson (1991) предположили, что за обнаруженные различия в форме крон ответственны следующие признаки: длина побегов, углы между побегами, частота перевершиниваний, угол между старой осью и замещающей ее при перевершинивании осью. Как показал их анализ, женские и мужские деревья сильно различаются по перечисленным параметрам, но сходны по форме крон.

На основе работы Remphrey, Davidson (1991) можно сделать вывод о том, что переносить параметры уровня побега на уровень кроны без учета характеристики системы ветви нельзя. Как показал анализ литературы, ветвь и ее элементы являются существенным элементом структуры кроны, без учета которого сложно понять структурные особенности кроны деревьев.

Попытки описания растения как целого пространственного образования представлены в компьютерных моделях структуры и развития крон.

Модулярная структура растений позволяет описывать их архитектуру с помощью математических законов. Целиком модулярные модели легко рисуются с помощью компьютерной графики, так как их конструкционные правила легко рассчитываются. В противоположность регулярному устройству модулей внутри архитектурных моделей пространственное распределение комплекса «многократного повторения» не является ни регулярным, ни предсказуемым. Эти комплексы могут появиться на ранних этапах развития изолированного дерева, но могут быть и ингибированными в темном лесу до тех пор, пока дерево не достигнет высоты 20—30 м. При отсутствии точных правил для характеристики пространственного устройства пока трудно моделировать такой комплекс с помощью компьютерной графики, хотя некоторые многообещающие попытки были сделаны (Hallé, 1986).

По математическим моделям деревьев и других модулярных организмов детальный критический обзор представили D. Waller, D. Steingraeber (1985). Они выделили 3 типа моделей: ***пространственные модели*** представляют архитектурный интерес и основаны на разных биологических предположениях; ***детерминистские модели*** (точное развитие и развитие повторением), хотя не являются реальным описанием структур растений, полезны при выявлении воздействий параметров ветвления на форму кроны (Honda, 1971; Honda, Fisher, 1978, 1979; Fisher, Honda, 1979; Honda et al., 1981, 1982); ***стохастические модели*** (т. е. включающие вероятностные воздействия на развитие) отвечают за изменчивость, обнаруженную в природе, путем введения случайности в определенные параметры или правила; вероятности основаны на частотах, обнаруженных на реальных организмах, что нашло выражение в ряде удачных моделирований (Reffye, Snoeck, 1976; Cochrane, Ford, 1978; Harper, Bell, 1979; Bell et al., 1980). В обширной статье J. Francon (1991) классифицированы методы, применяемые разными авторами при компьютерном моделировании роста и структуры растений согласно используемым в них концепциям: эмпирическое моделирование, фракталы, комбинаторика, системы продуктивности, стохастические процессы. Большое внимание уделено распространенному в настоящее время методу моделирования процессов роста и архитектуры растений с использованием L-систем. Математические модели структуры и развития крон деревьев представляют значительный интерес, но при их создании исследователи сталкиваются с большими трудностями в связи с недостаточно хорошим знанием особенностей всех уровней иерархии структурных элементов, которые задействованы в развитии кроны. Настоящая статья не ставит целью рассмотреть математические методы моделирования структуры растений, эта тема заслуживает отдельной работы.

В русской литературе длительное время широко обсуждался вопрос о целостности растительного организма. Главными доводами в пользу целостности многие авторы принимают: общность физиологических процессов, наличие единой непрерывной проводящей системы, влияние общего возраста растения на структуру и развитие его частей, реакцию растения как целого на удаление некоторых его частей, последовательное развитие частей растения в онтогенезе (Кренке, 1928, 1940; Тимирязев, 1939; Комаров, 1940; Сенянинова-Корчагина, 1967). Систему побегов злаков как колонию неоднократно рассматривала в своих работах Н. Г. Рытова (1982, 1984). Она предложила считать рост побега *Cleistogenes serotina* (L.) Keng вегетативным размножением

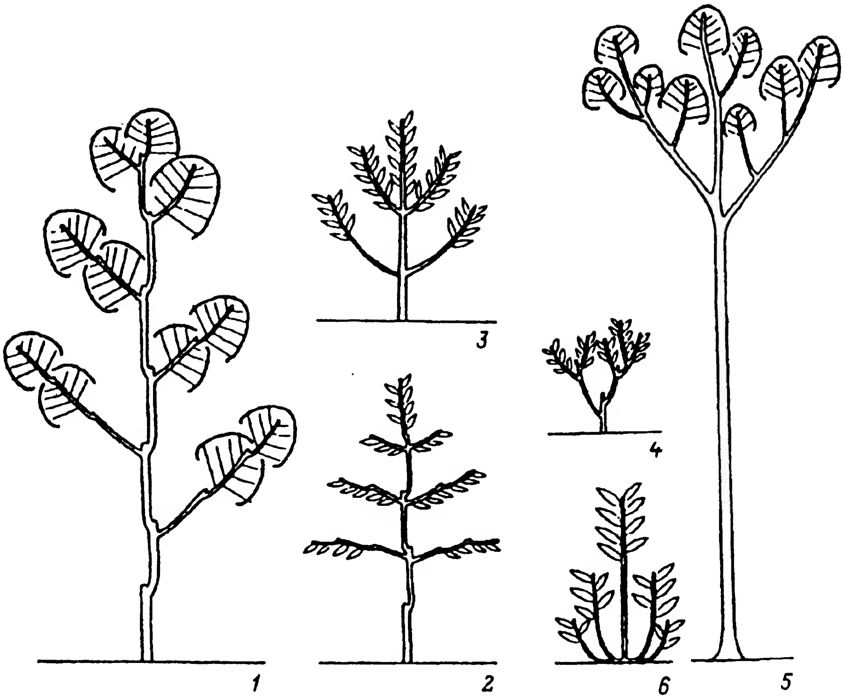


Рис. 7. Планы организации растительных организмов (по: Edelin, 1991: 148).

1—3 — иерархический план; *4—6* — полиархический план.

колонии, а зерновки с зародышами — свободно живущими личинками. Точка зрения Рытовой во многом разделяется Н. Н. Цвелевым (1993).

Целостность структуры растения в онтогенезе динамична: она может изменяться от иерархичной (целостной) до полиархичной (колониальной). С. Edelin (1991) опубликовала «Концепцию плана организации кроны», согласно которой основа различий растений заключается в природе морфологических взаимодействий между осями. Исследовав 15 видов симподиальных растений, она показала, что архитектура и ее развитие у симподиальных растений подобны таковым у моноподиальных. Симподиальные растения, как и моноподиальные, могут представлять собой архитектурную единицу, состоящую из многих категорий стволовых органов, расположенных в иерархическом порядке. Для построения архитектуры принципиальным является способ взаимоорганизации осей, а не способ развития одних осей из других (эта идея встречается еще у Troll, 1954). В соответствии с «Концепцией плана организации» архитектура растения в онтогенезе колеблется между двумя планами организации: иерархическим и полиархическим (рис. 7). В первом все оси растения коррелируют и обладают специальной функцией. При полиархической структуре оси эквивалентны (равноценны) и имеют одинаковые потенции. В любой момент жизни архитектура веточной системы находится между этими двумя крайними состояниями. Концепция плана организации объединяет познания о растительной структуре как со статической, так и с динамической точек зрения, она учитывает совокупность морфологических и морфогенетических событий, которые характеризуют онтогенез, и интегрирует их.

На полвека раньше явление изменения в онтогенезе степени целостности растительного организма описано П. Г. Шиттом и З. А. Метлицким (1940). Они связывали это явление со старением кроны. При отмирании ветви происходит отмирание некоторой части проводящих тканей, связанных с этой веткой, в стволе, что приводит к разделению всей кроны дерева на отдельные обособленные центростремительные секторы. В результате каждый сектор — обособленная крона, которая может распадаться на еще более мелкие соподчиненные обособленности. Отмирание отдельностей кроны происходит выборочно, и в листовом пологе образуются «колодцы». Чем сильнее развит сектор кроны (мощность развития и обеспеченность питательными веществами), тем медленнее происходит его старение и отмирание. Скороспелость повышает темпы отмирания. Авторы показали, что развитие секторов в кроне свойственно всем кустарниковым и древесным растениям. Развитие совокупности секторов кроны приводит к возникновению нового качества — лучшего использования среды. Растение имеет больший диапазон и большую интенсивность использования воздушно-световой и питательной среды ассимиляционным аппаратом. Таким образом, жизнедеятельность каждой древесной особи представляет собой производное от деятельности ее автономных органов и приобретает новые свойства — повышение интенсивности функций этих органов, сопротивляемости неблагоприятным внешним условиям и активным изменениям среды.

По мнению М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1991 : 47), одной из важных отличительных черт растительного организма является то, что «растения не только всю жизнь растут, но всю жизнь, образно выражаясь, умирают. В этом, вероятно, выражается колониальная природа растительного организма». На основании этого положения Мазуренко и Хохряков предлагают разделить онтогенез высших растений на 3 основных периода: 1) с преобладанием ростовых процессов — период роста, 2) со сбалансированностью процессов роста и отмирания — период стабилизации, 3) с преобладанием деструктивных процессов — период отмирания (Мазуренко, 1980, 1986; Мазуренко, Хохряков, 1991).

Нам представляется справедливым, что в растении существует диалектическое единство колониальности и целостности структуры. Растение — это система соподчиненных единиц. На ранних стадиях развития растение по целостности близко к унитарному животному организму. Но в процессе развития растение накапливает большое количество одноименных органов и их систем, возникают значительные несоответствия между ассимиляционной и диссимиляционной деятельностью в кроне и в корневой системе, что снижает жизненность растения, сопровождает его старение и в конце концов приводит его к смерти. Эти процессы особенно ярко проявляются у представителей древесной жизненной формы.

В отечественной литературе чаще и подробнее обсуждается метамерность растительных организмов, тогда как термин «модулярность» почти не употребляется.

Во многих очень интересных работах обсуждаются структурные уровни организации метамерных растительных организмов (Первухина, 1970; Гатцук, 1974, 1994, 1995; Хохряков, 1975, 1981, 1982; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991; Шафранова, 1980, 1981, 1990; Рытова, 1982, 1984; Хохряков, Мазуренко, 1991; Цвелев, 1993; Шафранова, Гатцук, 1994). Современные ботаники, сравнивая метамерную организацию животных и растительных организмов, обычно используют фундаментальные работы В. А. Догеля (1954, 1981) и В. Н. Беклемишева (1964) и выделяют из них принципы построения метамерных организмов: полимеризация и олигомеризация, ритмичность процесса образования повторяющихся частей. Обзор отечественной литературы по определению метамера у растений представлен в работах Л. М. Шафрановой (1980, 1990). Она сделала попытку сопоставить метамерность у животных и растений, выявить причины и различия их метамерности. Причины, вызывающие метамерную организацию растений, по мнению автора, состоят в том, что рост и формообразование у растений имеют следующие особенности: 1) протекают в течение всей жизни организма, 2) локализованы во времени (ритмичность), 3) локализованы в пространстве (наличие у большинства растений очагов роста и формообразования), 4) образуют иерархическую систему, 5) поливариантны в развитии (Шафранова, 1980 : 446). Л. Е. Гатцук (1974) предложила и обосновала систему соподчиненных единиц побегового тела геммаксилярных растений. Эта система основана на следующих принципах: 1) метамерность, 2) соподчиненность единиц, 3) необязательность наличия всех элементов, 4) разная степень автономности единиц,

5) соблюдение приоритета в терминологии. Выделены 7 единиц структуры побегового тела растения: метамер (1), элементарный побег (2), моноподиальный побег (3), система скелетного моноподиального побега (4), (геогенная) система моноподиальных побегов оси закрепления и оси возобновления (5), первоначальный куст и куст замещения (6), первичный куст и парциальный куст (7). Позже Гатцук (1994) внесла изменения в систему: элементарный метамер (1); элементарный побег (2); одноосный побег (3); комплекс сохраняющегося (многолетнего) одноосного побега (4); комплекс побегов оси одного видимого порядка (5); побеговый комплекс монотонного роста (6); побеговый комплекс субстрат-контактной надземной оси (7); побеговый комплекс, закрепляющий территорию (8); обособленный побеговый комплекс (9); побеговая подсистема (10); растительный организм (11); генета (12). Предложенная система очень удобна для изучения структуры и процессов развития трав и кустарников. Но на наш взгляд, применение последних из предложенных единиц для описания структуры и развития древесных растений может быть затруднено в связи с особенностями развития кроны деревьев.

Метамером растения самого низкого ранга многими авторами признается фитомер (один или несколько листьев одного и того же узла и ниже расположенное междоузлие). Эволюция фитомера у высших растений рассмотрена в работах Хохрякова (1975, 1981, 1982) и Цвелева (1993). Хохряков (1982), рассмотрев разнообразные формы организации тела и слагающие их метамеры от одноклеточных водорослей до покрытосеменных растений, важную роль в эволюции растений отводит процессам полимеризации. Автор различает уровни качественной и количественной полимеризации. На каждом из уровней качественной полимеризации, предложенных Хохряковым, полимеризация метамеров проходит сходные этапы количественного усложнения: увеличение линейных размеров тела путем линейной полимеризации метамеров, ветвление, дифференциация на главные и боковые ветви, дифференциация на плаги- и ортотропные оси, интеграция главных и боковых осей в единство более высокого порядка из-за превращения боковых органов в аппендикулярные (Хохряков, 1982 : 722).

Совершенно естественно при обсуждении соподчиненности уровней структуры растительных организмов возникает вопрос о гомологии органов соответствующих уровней у разных растений. На наш взгляд, справедливы утверждения С. В. Мейена (1978) и Шафрановой (1993) о том, что критерии гомологии для растений должны быть иными, чем для унитарных животных организмов, и процедура гомологизации для растений должна осуществляться как «процесс классификации частей» растения (Шафранова, 1993 : 220).

Оригинальная единица конструкции дерева — ярус — была предложена, к сожалению, в малоизвестной работе Шиттом (1968). Под ярусом понимается группа наиболее сильно развитых побегов на одном вертикальном уровне, ориентированных в разные стороны. У очень слабых приростов ярусов не образуется. Развитие ярусов, по Шитту, связано с разной способностью почек на побеге к развитию. Эти ярусы располагаются в верхней части материнского побега у деревьев и в нижней и средней частях материнского побега у кустарников. Шитт считал, что ярусность является неотъемлемым свойством всех древесных и кустарниковых растений, сложившимся в истории эволюционного развития растительных форм. Идея «ярусности» Шитта удивительным образом перекликается с современными теориями модулярных конструкций растений, и было бы справедливо считать Шитта предшественником модулярной теории.

Мы предполагаем, что для древесных растений умеренной зоны справедливо выделять следующие уровни организации: 1) побег (элементарный побег, по определению И. А. Грудзинской, 1960), 2) видоспецифичная повторяющаяся единица структуры ветви — малолетняя разветвленная система побегов, 3) ветвь, отходящая от ствола, 4) крона (совокупность всех ветвей на одном стволе и сам ствол), 5) система крон многоствольного дерева (рис. 8). Существуют некоторые черты сходства этих уровней с предложенными Хохряковым и Мазуренко (1991). Они выделили 5 классов

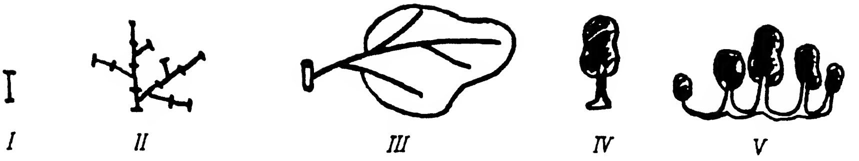


Рис. 8. Структурные элементы кроны древесных растений умеренных широт.

I — побег (элементарный побег, по определению Грудзинской, 1960); *II* — малолетняя разветвленная система побегов; *III* — ветвь, отходящая от ствола; *IV* — крона (совокупность всех ветвей на одном стволе и сам ствол); *V* — система крон многоствольного дерева.

метамеров у деревьев: 1) сложная крона (совокупность простых крон, ярусов второго рода), 2) простая крона (совокупность ярусов первого рода), 3) ярус (совокупность приростов-бластоидов ствола и производимых ими ветвей), 4) бластоиды (совокупность годичных колец скелетных побегов и их систем), 5) простой побег или прирост. Наименьшей единицей в этих системах является побег. Обязательным является уровень 2 — простая крона, по Мазуренко, Хохрякову (1991) (уровень 4 — крона, в нашем понимании). Мы присоединяемся к мнению Мазуренко, Хохрякова (1991) о том, что крона дерева — не просто совокупность ветвей сама по себе, но и сам ствол, так как именно ему принадлежит организующая роль в расположении ветвей и построении кроны. 5-й уровень предлагаемой нами системы соответствует последнему этапу количественной полимеризации на побеговом уровне, по Хохрякову (1982), — образованию клона. Мы согласны с мнением Хохрякова (1982) о том, что дальнейшее усложнение побеговых систем невозможно, так как в клоне существует тенденция к разрушению связующих кусты осей.

Структурными уровнями организации растений в соответствии с положениями французской школы исследования архитектуры растений являются: единица морфогенеза, модуль и архитектурная модель. У некоторых видов, которые увеличивают свои размеры в результате «гигантизма», крона построена одной архитектурной моделью, и у них можно различить только 3 структурные единицы. Крона других видов как результат процессов «многократного повторения» состоит из множества архитектурных моделей. Можно рассматривать такую крону как 4-й структурный уровень, 5-м уровнем организации может быть клон. Предложенная Hallé с соавт. (1978) система прекрасно описывает архитектуру древесных растений тропической зоны и травянистых растений умеренных широт. Авторы отмечают, что в умеренных широтах преобладают древесные растения, архитектура которых описывается двумя моделями — **Troll** и **Rauch**. Но признаки этих моделей не являются видоспецифичными и не делают виды узнаваемыми. Структурная единица 2-го уровня предлагаемой нами системы имеет черты сходства с архитектурной моделью, предложенной Hallé с соавт. (1978), и основана на разнородных признаках, но являющихся специфичными для каждого вида. Она зависит от характеристик филлотаксиса; от разнообразия побегов в зависимости от числа листьев; от относительных размеров междоузлий и длин листовой пластинки и черешка; от качества почек, развивающихся в разных частях многолистного побега (в том числе от положения генеративных органов). Для каждого вида существует строго определенное небольшое количество единиц 2-го уровня, которые закономерно повторяются в онтогенезе растения, сочетаясь по-разному в зависимости от фазы развития и от условий среды. Предлагаемая нами система описывает только деревья умеренной зоны и позволяет выявить особенности структуры, ответственные за узнаваемость кроны, видовую принадлежность. Каждый из уровней, выделенных нами для описания структуры дерева, состоит из конечного (небольшого) числа вариантов, которые, складываясь определенным образом, дают единицу следующего ранга, приобретающую новые, несвойственные отдельным единицам предыдущего ранга качества.

В задачу настоящей работы не входит обсуждение структурных единиц меньше побега. Но следует отметить одну из наиболее ярких теорий побега как суммы частей — теорию фитона. Эта теория, получившая широкое распространение к

1841 г., как отмечает White (1979), уже в 1930-х гг. была подвергнута серьезной критике, в частности А. Имс (1964) считал, что фитоны как анатомические единицы не существуют, а основной структурной единицей растения является побег. White (1979), отдавая должное фитонам как единицам, сыгравшим важную роль в истории изучения побега растительного организма и динамики его роста, склонен считать побег основной биологической единицей растения и подчеркивает, что в зависимости от цели исследования целесообразно останавливаться на более удобной единице.

Концепции побега как единого целого и как суммы частей подробно освещены Гатцук (1995). Из обзора следует, что в настоящее время большинство исследователей рассматривают побег как единство его частей. «Обобщающая концепция „побег как целое" воспринимается как всеобъемлющая и диалектичная, как наиболее содержательная и полная из современных концепций» (Гатцук, 1995 : 3). Элементарный побег может быть разветвленным, как показала О. Б. Михалевская (1994а), исследовав виды рода *Cinnamomum* и другие виды, в том числе растения умеренной зоны. Она пришла к выводу, что у растений, образующих большое количество силлептических побегов, боковые силлептические побеги нельзя считать самостоятельными элементарными побегами: во время внутри- и внепочечной фаз развития они являются частью главного побега и вместе с ним представляют собой единый разветвленный элементарный побег. У *Lindera citriodora* Hemsl. и видов рода *Cinnamomum* силлептические побеги составляют значительную часть боковых побегов в кроне дерева (Михалевская, 1994, 1995; Михалевская, Земцов, 1994), т. е. выполняют функцию ветвления в кроне и определяют особенности перехода к следующему уровню — ветви. Для лиственных деревьев можно показать, что признак количества листьев на побеге дает конечное разнообразие побегов (Антонова, Патрунова, 1986). Побеги, по нашему мнению, складываются в конечное количество малолетних разветвленных систем побегов (у *Tilia cordata* Mill. их обнаружено 9 — Антонова, Патрунова, 1986). Именно эта единица делает ветвь и крону вида узнаваемыми, так как в ней проявляются основные свойства симметрии и биологические особенности вида (число распускающихся почек на побегах разного типа, угол между материнским и дочерним побегом, соотношение длин черешков листьев и междоузлий, закономерности появления новых побегов определенного типа на материнских побегах).

О. И. Недосеко (1994), исследовав побеговые системы трех видов рода *Salix*, выделяет типы побегов на основе 3 признаков: 1) по длине междоузлий, составляющих побег, — укороченный, длиннопобеговый, промежуточный элементы; 2) по возрасту — однолетние и многолетние элементы; 3) по наличию ветвления — ветвящиеся и неветвящиеся. Общее теоретически допустимое число возможных вариантов побегов равно 12, у ив обнаружено только 8 типов побегов. Таким образом, в организации кроны на побеговом уровне участвует конечное количество элементов, меньшее, чем теоретически возможное.

Обычно в кроне происходит отмирание групп побегов — малолетних разветвленных систем побегов (или целой ветви). Это служит проявлением целостности элемента 2-го уровня.

Малолетние разветвленные системы побегов, повторяясь неограниченное количество раз, образуют ветвь. Ветвь в ходе своего роста ведет себя как единое целое: происходит смена скелетных осей (состоящих из малолетних разветвленных систем побегов), в то же время каждая на своем этапе осуществляет функцию захвата пространства для ветви в целом. Шитт (1968 : 63—67) описал явление «морфологического параллелизма», которое выражается в существовании определенных типов ветвей в кроне, сходных у представителей одного вида на определенной стадии развития, и проиллюстрировал свое заключение фотографиями. Возраст ветви является выражением определенного этапа онтогенеза дерева. Порядок ветви — одно из побочных выражений онтогенетической стадии развития дерева.

Ветви в пределах кроны различаются по возрасту и по функциям. У *Pinus sylvestris* L. выделены (Антонова, Тертерян, 1997) по крайней мере 3 типа ветвей: 1) обеспечивающие рост ствола, малоразветвленные; 2) выполняющие захват пространства;

3) выполняющие генеративную функцию и функцию удержания пространства. Ветви отделены друг от друга в пространстве и появляются на дереве в определенный момент его онтогенеза. Они имеют свой собственный ход и время развития и в то же время дополняют друг друга по функциям.

Разные типы ветвей порослевых и семенных особей *Tilia cordata* хорошо отражают характеристики ветви как своеобразного элемента многоствольного дерева. В данном случае мы имеем в виду ветвь, идущую от ствола, длительность жизни которой измеряется десятками лет. Крупная ветвь, отходящая от ствола, — несомненно целостная структура. Тип ветви определяется ее положением на стволе и временем ее развития в онтогенезе дерева. Но мощность развития ветвей, их густота и их количество в значительной степени зависят от экологических условий, сложившихся в ходе развития каждой ветви и дерева в целом. Поэтому разнообразие таких крупных ветвей одного типа может быть очень велико.

У семенной особи *Tilia cordata* 10—15 лет, выросшей в благоприятных условиях среды, четко выявляется архитектурная модель, названная Hallé, Oldeman (1970) моделью **Troll** (как было показано выше, эта модель позволяет тропическому дереву продвигаться на север). На этом этапе развития дерево состоит из ветвей двух типов, отличающихся характеристиками развития побеговых систем (при одном наборе типов побегов по олиственности ветви различаются по признакам: длина побегов, характер образования дочерних побегов и особенности пробуждения почек и др.). Эти признаки определяют структуру ветви и характеризуют ее как самостоятельную систему. Порослевые ветви характеризуются высокой степенью сходства между собой, имеют другие характеристики перечисленных выше признаков и представляют собой третий тип ветвей, характерных для *Tilia cordata*. Несомненно, у взрослых особей липы будут выделены еще 2—3 типа ветвей.

Деревья, деревца и порослевые ветви в пределах одного клона находятся в разном фитоценотическом окружении и развиваются в соответствии со своими условиями обитания, используя систему регуляции роста. Они образуют необходимое в данных конкретных условиях соотношение типов ветвей, т. е. ведут себя как автономные единицы. В то же время они вместе представляют собой единый целостный растительный организм — на их развитие обязательно влияет абсолютный возраст клона.

Таким образом, на каждом уровне организации проявляются как признаки автономности элементов, так и целостности всего растения.

Конструкцию кроны дерева умеренной зоны можно представить как иерархию структурных элементов: 1) побег (элементарный побег, по определению Грудзинской, 1960), 2) видоспецифичная повторяющаяся единица структуры ветви — малолетняя разветвленная система побегов, 3) ветвь, отходящая от ствола, 4) крона (совокупность всех ветвей на одном стволе и сам ствол), 5) система крон многоствольного дерева. Признаки уровня побегов, листовой поверхности и крупных ветвей древесного скелета, как показал обзор литературы, не описывают полностью форму кроны деревьев. Необходимым элементом структуры кроны является малолистная разветвленная система побегов. Именно эта единица делает ветвь и крону вида узнаваемыми.

Для растения характерно диалектическое единство колониальности и целостности структуры. На каждом уровне организации структуры дерева проявляются как признаки автономности элементов, так и целостности всего растения.

Авторы выражают глубокую благодарность участникам VIII Школы теоретической морфологии растений, состоявшейся в Пущино 27—31 января 1997 г., за обсуждение и критические замечания представленных в статье материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова И. С., Патрунова М. Ю. Особенности строения и соотношения побегов у *Tilia cordata* Mill. в кроне деревьев различного возраста // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л., 1986. С. 56—62.

Антонова И. С., Тертерян Р. А. Развитие побеговых систем разного уровня у *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 39—53.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964. Т. 1. 432 с.; Т. 2. 446 с.

Василевская В. К. Особенности ветвления хлопчатника предельного и непредельного типа // Труды земледелия. Ашхабад, 1957. Т. 1. С. 3—17.

Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100—113.

Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 18—19.

Гатцук Л. Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 1—4.

Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968—978.

Дарвин Ч. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». М., 1976. 453 с.

Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., 1954. 368 с.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., 1981. 606 с.

Имс А. Д. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л., 1940. 212 с.

Кренке Н. П. Хирургия растений (травматология). М., 1928. 657 с.

Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М., 1940. 136 с.

Мазуренко М. Т. Рододендроны Дальнего Востока: структура и морфогенез. М., 1980. 231 с.

Мазуренко М. Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М., 1986. 208 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарничков. М., 1977. 160 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Классы метамеров деревьев // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52. № 3. С. 409—421.

Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 4. С. 495—508.

Михалевская О. Б. Элементарный побег у силлептически ветвящихся древесных растений // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 57—58.

Михалевская О. Б. Структура и динамика развития побегов *Lindera citriodora* (*Lauraceae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 80—87.

Михалевская О. Б., Земцов А. Ю. Структура и ветвление вегетативных побегов у трех видов коричника (*Cinnamomum*) // Бюл. ГБС. 1994. Вып. 170. С. 85—94.

Недосеко О. И. Типы побегов и побеговых систем у некоторых видов рода *Salix* // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 35—36.

Первухина Н. И. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970. 168 с.

Рытова Н. Г. Способ заложения боковой почки у злаков (*Poaceae*) и природа предлиста и его междоузлия (двуосный метамер как структурная единица тела растения у злаков) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 913—924.

Рытова Н. Г. Пазушная меристема и ее производные у видов рода *Cleistogenes* (*Poaceae*) по данным СЭМ (колониальный и организменный уровни организации тела растения) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 170—178.

Сенянинова-Корчагина М. В. Геофилия и ее значение в сложении структуры растительного сообщества (о целостности организма высшего растения) // Растительный покров: Учен. зап. ЛГУ. Сер. географ. наук. 1967. № 327. Вып. 19. С. 7—96.

Тимирязев К. А. Сочинения. Т. 8. М., 1939. 517 с.

Хохряков А. П. Соматическая эволюция однодольных. М., 1975. 196 с.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.

Хохряков А. П. Уровни полимеризации в эволюции растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. № 5. С. 722—737.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Базальные и медиальные девиации в эволюции жизненных форм высших растений // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52. № 1. С. 45—53.

Цвелев Н. Н. Эволюция фитомера у высших растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 53—60.

Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 3. С. 437—447.

Шафранова Л. М. Ветвление растений: процесс и результаты // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 179—213.

Шафранова Л. М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 1. С. 72—88.

Шафранова Л. М. Растение как объект гомологизации // Жизненные формы: онтогенез и архитектура. М., 1993. С. 219—222.

Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 6—7.

Шитт П. Г., Метлицкий З. А. Плодоводство. М., 1940. 659 с.

Шитт П. Г. Избранные сочинения. М., 1968. 548 с.

Шулькина Т. В. Параллелизм в строении архитектурных моделей травянистых и древесных растений // Жизненные формы: онтогенез и архитектура. М., 1993. С. 163—168.

Abul-Fatih H. A., Bazzaz F. A. The biology of *Ambrosia trifida* L. IV. Demography of plants and leaves // New Phytol. 1980. Vol. 84. N 1. P. 107—112.

Ashton P. S. Crown characteristics of tropical trees // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. P. 591—615.

Barthelemy D. Establishment of modular growth in a tropical tree: *Isertia coccinea* Vahl. (*Rubiaceae*) // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1986. B. Vol. 313. N 1159. P. 89—94.

Bazzaz F. A., Harper J. L. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum* // New Phytol. 1977. Vol. 78. N 1. P. 193—207.

Bell A. D., Roberts D., Smith A. Branching patterns: the simulation of plant architecture // J. Theor. Biol. 1980. Vol. 81. N 2. P. 351—375.

Braun A. The vegetable individual in its relation to species // Annals and Magazine of Natural History. 1855. Vol. 16. P. 233—256, 333—354; 1857. Vol. 18. P. 363—386.

Castro e Santos A., de. Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération // Biotropica. 1980. Vol. 12. N 1. P. 187—194.

Cochrane L. A., Ford E. D. Growth of a Sitka spruce plantation: analysis and stochastic description of the development of the branching structure // J. Appl. Ecol. 1978. Vol. 15. N 2. P. 227—244.

Cooper W. S. The recent ecological history of Glacier Bay, Alaska. II. The present vegetation cycle // Ecology. 1923. Vol. 4. N 3. P. 223—246.

Cusset G. The conceptual bases of plant morphology // Axioms and principles of plant construction. The Hague, 1982. P. 8—86.

Dahlberg N. E., Linnaei C. Metamorphoses Plantarum sistens. Holmiae (Stockholm), 1755. 26 S.

Darwin E. Phytologia; or, the philosophy of agriculture and gardening. London, 1800. 612 p.

Del Tredici P. The architecture of *Ginkgo biloba* L. // L'arbre biologie et développement. Actes du 2 Colloque international sur l'arbre, Montpellier 1—15 Septembre 1990. Montpellier, 1991. P. 154—168.

Edelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // Там же. 1991. P. 127—154.

Fisher J. B. A quantitative study of *Terminalia* branching // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. P. 285—320.

Fisher J. B. Tree architecture: relationships between structure and function // Contemporary problems in plant anatomy. Orlando, Florida, 1984. P. 541—589.

Fisher J. B., Honda H. Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia* branching pattern. I. Theoretical trees. II. Survey of real trees // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. N 6. P. 633—655.

Francon J. Sur la modelisation informatique de l'architecture et du développement des vegetaux // L'arbre biologie et développement. Actes du 2 Colloque international fur l'arbre, Montpellier 1—15 Septembre 1990. Montpellier, 1991. P. 231—249.

Gleibner P., Froebe H. A. Branching and its metamorphosis as the base for vitality assessment of some deciduous trees // Troisieme Colloque International «l'Arbre». Montpellier, 1995. P. 19.

Gray A. On the composition of the plant by phytons, and some applications of phyllotaxis // Proc. Am. Assoc. Adv. Sci. 1849. P. 438—444.

Griggs R. F. Timberlines in the northern rocky mountains // Ecology. 1938. Vol. 19. N 4. P. 548—564.

Hallé F. Architectural variation at the specific level in tropical trees // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. P. 209—221.

Hallé F. Modular growth in seed plants // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1986. B. Vol. 313. N 1159. P. 77—87.

Hallé F., Oldeman R. A. Essay sur l'architecture et la dynamique de crossiance de arbre tropicaux. Paris, 1970. 210 p.

Hallé F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Berlin, 1978. 441 p.

Hardwick R. C. Physiological consequences of modular growth in plants // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1986. B. Vol. 313. N 1159. P. 161—173.

Harper J. L. A Darwinian approach to plant ecology // J. Ecol. 1967. Vol. 55. N 2. P. 247—270.

Harper J. L., Bell A. D. The population dynamics of growth form in organisms with modular growth // Population dynamics. Oxford, 1979. P. 29—52.

Harper J. L., Rosen B. R., White J. Preface // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1986. B. Vol. 313. N 1159. P. 3—5.

Harper J. L.. White J. The demography of plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1974. Vol. 5. N 3. P. 419—463.

Honda H. Description of the form of trees by the parameters of the tree-like body: effects of the branching angle and the branch length on the shape of the tree-like body // J. Theor. Biol: 1971. Vol. 31. N 2. P. 331—338.

Honda H., Fisher J. B. Tree branch angle: maximizing effective leaf area // Science. 1978. Vol. 199. N 4331. P. 888—890.

Honda H., Fisher J. B. Ratio of tree branch lengths: the equitable distribution of leaf clusters on branches // Proc. Nat. Acad. Sci. (USA). 1979. Vol. 76. N 11. P. 3875—3879.

Honda H., Tomlinson P. B., Fisher J. B. Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68. N 4. P. 569—585.

Honda H., Tomlinson P. B., Fisher J. B. Two geometrical models of branching in botanical trees // Ann. Bot. 1982. Vol. 49. N 1. P. 1—11.

Hunt R., Bazzaz F. A. The biology of *Ambrosia trifida* L. V. Response to fertilizer, with growth analysis at the organismal and sub-organismal level // New Phytol. 1980. Vol. 84. N 1. P. 113—121.

Kempf J. S., Pickett S. T. A. The role of branch length and angle in branching pattern of forest shrubs along a successional gradient // New Phytol. 1981. Vol. 88. N 1. P. 111—116.

Kimura M. Dynamics of vegetation in relation to soil development in northern Yatsugatake mountains // Japan. J. Bot. 1963. Vol. 18. N 2. P. 255—287.

Kimura M., Mototani I., Hogetsu K. Ecological and physiological studies of Mt. Shimagare. VI. Growth and dry matter production of young *Abies* stand // Bot. Mag. Tokyo. 1968. Vol. 81. N 960. P. 287—296.

Lofling P., Linnaeus C. Gemmae arborum. H. A. M. C. Upsaliae. 1749. 32 S.

Maillette L. Needle demography and growth pattern of Corsican pine // Can. J. Bot. 1982a. Vol. 60. N 2. P. 105—116.

Maillette L. Structural dynamics of silver birch. I. The fate of buds. II. A matrix model of the bud population // J. Appl. Ecol. 1982b. Vol. 19. N 2. P. 203—238.

Maillette L. Effects of bud demography and elongation patterns on *Betula cordifolia* near tree line // Ecology. 1987. Vol. 68. N 5. P. 1251—1261.

Mullette K. J. Studies of the lignotubers of *Eucalyptus gummifera* (Gaertn. & Hochr.). I. The nature of the lignotuber // Aust. J. Bot. 1978. Vol. 26. N 1. P. 9—13.

Novoplansky A. «Shrub-trees»: an example for a plastic architectural strategy // Troisieme Colloque International «l'Arbre». Montpellier, 1995. P. 31.

Oldeman R. A. A. L'architecture de la forĕt guyanaise // Mém. O. R. S. T. O. M. 1974. N 73. P. 1—204.

Prevost M. F. Architecture de qeulques Apocynacées ligneuses // Mém. Soc. bot. Fr. 1967. Vol. 114. N 1. P. 23—36.

Prevost M. F. Modular construction and its distribution in tropical woody plants // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. P. 223—231.

Reffye P. de, Snoeck J. Modéle mathématique de base pour l'étude et la simulation de la croissance et de l'architecture du *Coffea robusta* // Café, Cacao, Thé. 1976. Vol. 20. N 1. P. 11—31.

Remphrey W. R., Davidson C. G. Crown shape variation in *Fraxinus pennsylvanica* (Vahl) Fern.: its relation to architectural parameters including the effect of shoot-tip abortion // L'arbre biologie et développement. Actes du 2 Colloque international sur l'arbre, Montpellier 1—15 Septembre 1990. Montpellier, 1991. P. 169—180.

Roloff A. Entwicklung und Flexibilität der Baumkrone und ihre Bedeutung als Vitalitätsweiser // Schweiz. Zschr. Forstwesen. 1989. Vol. 140. N 7. S. 775—789, 943—963.

Roloff A. Crown morphology as a tool to determine tree vitality // L'arbre biologie et développement. Actes du 2 Colloque international sur l'arbre, Montpellier 1—15 Septembre 1990. Montpellier, 1991. P. 115—126.

Tomlinson P. B. Branching and axis differentiation in tropical trees // Tropical trees as living systems. Cambridge, 1978. P. 187—207.

Tomlinson P. B. Chance and design in the construction of plants // Axioms and principles of plant construction. The Hague, 1982. P. 162—183.

Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Jena, 1954. T. 1. 258 S.

Troll W. Allgemeine Botanik. Ein Lehrbuch auf Vergleichendbiologischer Grundlage. Stuttgart, 1973. 994 S.

Waller D. M., Steingraeber D. A. Branching and modular growth: theoretical models and empirical patterns // Population biology and evolution of clonal organisms. New Haven, 1985. P. 225—258.

White J. The plant as a metapopulation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. N 1. P. 109—145.

Williams G. C. Retrospect on modular organisms // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1986. B. Vol. 313. N 1159. P. 245—250.

Wilson B. F. Shoot-length frequency distributions: partial evaluation of an approach // L'arbre biologie et developpement. Actes du 2 Colloque international sur l'arbre, Montpellier 1—15 Septembre 1990. Montpellier, 1991. P. 267—276.

Wilson B. F. Tree branches as populations of twigs // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. N 2. P. 434—442.

Санкт-Петербургский государственный
университет

Получено 6 X 1997

SUMMARY

Characters used for description of crown form and the principles of making tree architectural models suggested by different authors are discussed. The tree crown form can not be described by the features of shoots, foliage and large branches. Crown construction of trees in temperate zone could be conceived as an hierarchy of following structural elements: 1) elementary shoot (in Grudzinskaja (1960) sense), 2) specific 3—4-years-old system of shoots, 3) branch going away from the trunk, 4) crown, 5) system of tree crowns of one clone. The plant structure is characterized by the dialectical unity of coloniality and integrity.

УДК 581.821 : 582.734

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF *ROSACEAE*. 4. *ROSEAE* AND *ULMARIEAE* (*ROSOIDEAE*)

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*. 4. *ROSEAE* И *ULMARIEAE* (*ROSOIDEAE*)

The tribes *Roseae* and *Ulmarieae* differ in lots of characters. Whether the differences are due to different relationships of the tribes or to their dissimilar growth habits, is still not quite clear. *Rosa* and *Hulthemia* species seem to be too similar in their cortex and phloem anatomies to be segregated. *Ulmarieae* does share some cortex and phloem characters with herbaceous members of the subfamily *Spiraeoideae*.

Key words: cortex, secondary phloem, *Rosaceae*, *Rosoideae*.

Tribes *Roseae* and *Ulmarieae* are usually considered monotypic (consisting of *Rosa* and *Filipendula*, respectively) (Focko, 1894; Schulze-Menz, 1964; Kalkman, 1988; Hegi, 1995). Some botanists, however, are in favour of keeping apart some Middle-Asian roses lacking stipules such as the genus *Hulthemia* (Juzepczuk, 1941; Takhtajan, 1987, 1997). Anyway both tribes are likely to be rather distantly related to other rosoids. That is why A. Takhtajan (1997) has raised tribal rank of *Ulmarieae* up to that of subfamily *Filipenduloideae* and restricted customary *Rosoideae* to former *Roseae* members. *Ulmarieae* was even rarely placed among the tribes of subfamily *Spiraeoideae* (see Kalkman, 1988 for more detail).

The bark anatomy of a few European roses was scrutinized by J. Moeller (1882). It was demonstrated to differ from that of European *Maloideae* and *Prunoideae* in its architecture and some characters of tissue structure. We have failed to find some data on cortex and phloem anatomy in both *Hulthemia* and *Filipendula*. The anatomy of their bark is unlikely to have been thoroughly investigated. Besides, the cortex and phloem structure is still ignored by all the taxonomists. We researched the cortex and phloem anatomy in 7 species of the three genera to make a base for subsequent taxonomic speculations.

Material and methods

Annual and perennial branches of *Rosa acicularis* Lindl. and *R. rugosa* Thunb., above-ground shoots and rhizomes of *Filipendula rubra* (Hill) Robinson and *F. vulgaris* Moench were sampled from the plants grown in the Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University. Shoots and rhizomes of *F. ulmaria* (L.) Maxim. were collected in its habitat near Zvenigorod town (Moscow Region). All the samples were fixed with 70 % (v/v) ethanol. We used branch fragments of herbarium specimens of *Rosa abyssinica* R. Br. gathered by Dr. V. N. Pavlov, Lomonosov Moscow State University, in Bale Mountains National Park, Ethiopia. The fragments were softened with an ethanol—glycerol—water (1 : 1 : 1) mixture at 30 °C for a month. Dr. A. A. Butnik, Institute of Botany, Uzbek Academy of Sciences, Tashkent, kindly provided us with ethanol-fixed branches of *Hulthemia persica* (Michx.) Bornm.

Hand-razor slides were processed with either phloroglycinol and hydrochloric acid or 5 % alcoholic iodine. Thereafter the slides were embedded in glycerol and examined with light microscope. Measurements were taken directly from the slides with calibrated ocular micrometer. Camera lucida drawings were made.

Results

Tribe *Roseae*

Rosa abyssinica, R. acicularis, R. rugosa

Erect deciduous (*R. acicularis*, *R. rugosa*) and semi-evergreen lianoid (*R. abyssinica*) shrubs with long-lived branches.

Annual stem is spiny. It is nearly glabrous in both *R. acicularis* (fig. 1, *A*) and *R. abyssinica* and pubescent with unicellular subulate trichomes in *R. rugosa* (fig. 1, *E*). The epidermis is one-layered, external walls of its cells are very thick in *R. abyssinica*. The cuticle (fig. 1, *B*) is thin in all the species.

There are spine pedestals of lignifying and unlignifying tight parenchyma in *R. abyssinica* and *R. acicularis*, respectively. The pedestals of hard sclerenchyma are in *R. rugosa* (fig. 1, *E*). The pedestal tissue spreads laterally from the spine base.

The angular-lamellar collenchyma (*R. acicularis*, *R. rugosa*) or lamellar collenchyma (*R. abyssinica*) is under the epidermis (fig. 1, *A*, *B*) and the pedestal tissue (fig. 1, *E*), respectively. It is 3- to 4-layered in *R. acicularis*, 4- to 5-layered in *R. rugosa*, and 5- to 6-layered in *R. abyssinica*.

Under the collenchyma there is 3—6-layered chlorenchyma (fig. 1, *A*, *B*) which intergrades inwards into 3—5-layered cortical parenchyma.

The innermost cortical layer is a starch-bearing endodermis (fig. 1, *D*). Idioblasts with calcium oxalate druse (fig. 1, *B*) are scattered through the cortex.

The first phellogen arises from the epidermis (fig. 1, *C*) between the spine pedestals and from the outmost collenchyma layer beneath the pedestals (fig. 1, *E*).

There is a parenchymal pericycle consisting of 1 to 2 cell layers in *R. abyssinica* and *R. acicularis* and of 2 to 3 layers in *R. rugosa*. It is discontinuous in *R. abyssinica*.

The stem is eustelic (fig. 1, *A*). The protophloem fibres (fig. 1, *D*) form massive «caps» of vascular bundles (fig. 1, *A*). There are no other hard phloem elements in the annual branch (fig. 1, *A*, *F*). The soft phloem is 0.03 to 0.05 mm (*R. acicularis*, *R. rugosa*), up to 0.07 mm (*R. abyssinica*) thick. All phloem is conducting. Its elements slightly obliterate next to the fibres in *R. acicularis* and *R. rugosa*. In *R. abyssinica*, zone of obliterated phloem widens to 1/2—1/3 exterior phloem.

The sieve tubes are 4 to 5 μm in width in *R. acicularis*, 6 to 7 μm in *R. rugosa*, and 7—10 μm in *R. abyssinica*. Each sieve tube member associates with a single strand of companion cells (fig. 1, *F*). Sieve plates are simple, transverse or oblique. Axial parenchyma is rather homogeneous (fig. 1, *F*).

The primary rays are wide (fig. 1, *A*) and high; they are slightly dilated in *R. abyssinica*. The secondary rays are uniseriate and hardly discernible.

Perennial branch is protected with multilayered phellem in both *R. acicularis* (fig. 2, *A*) and *R. rugosa* and with scaly rhytidome 0.2—1.0 mm wide in *R. abyssinica*. The rhytidome scales consist of multilayered periderm and distorted cortical tissues. The phellem is homogeneous in *R. abyssinica* and *R. rugosa*. There are layers of tangentially compressed brown cells in the phellem of *R. acicularis* (fig. 2, *B*). The phelloderm is 1-layered in *R. acicularis* (fig. 2, *B*) and *R. rugosa* and 2- to 3-layered, starch-bearing in *R. abyssinica*.

The cortex changes hardly in *R. acicularis* and *R. rugosa* (fig. 2, *A*). There are packed collenchyma cells in *R. acicularis* produced by successive radial divisions of its cells. The boundary between the collenchyma and inner cortical tissue is indistinct. The chlorenchyma cannot be distinguished from the cortical parenchyma. The parenchyma cells are tangentially stretched in *R. abyssinica* and *R. acicularis*. In *R. rugosa*, the layers of tangentially stretched cells alternate with those of roundish ones.

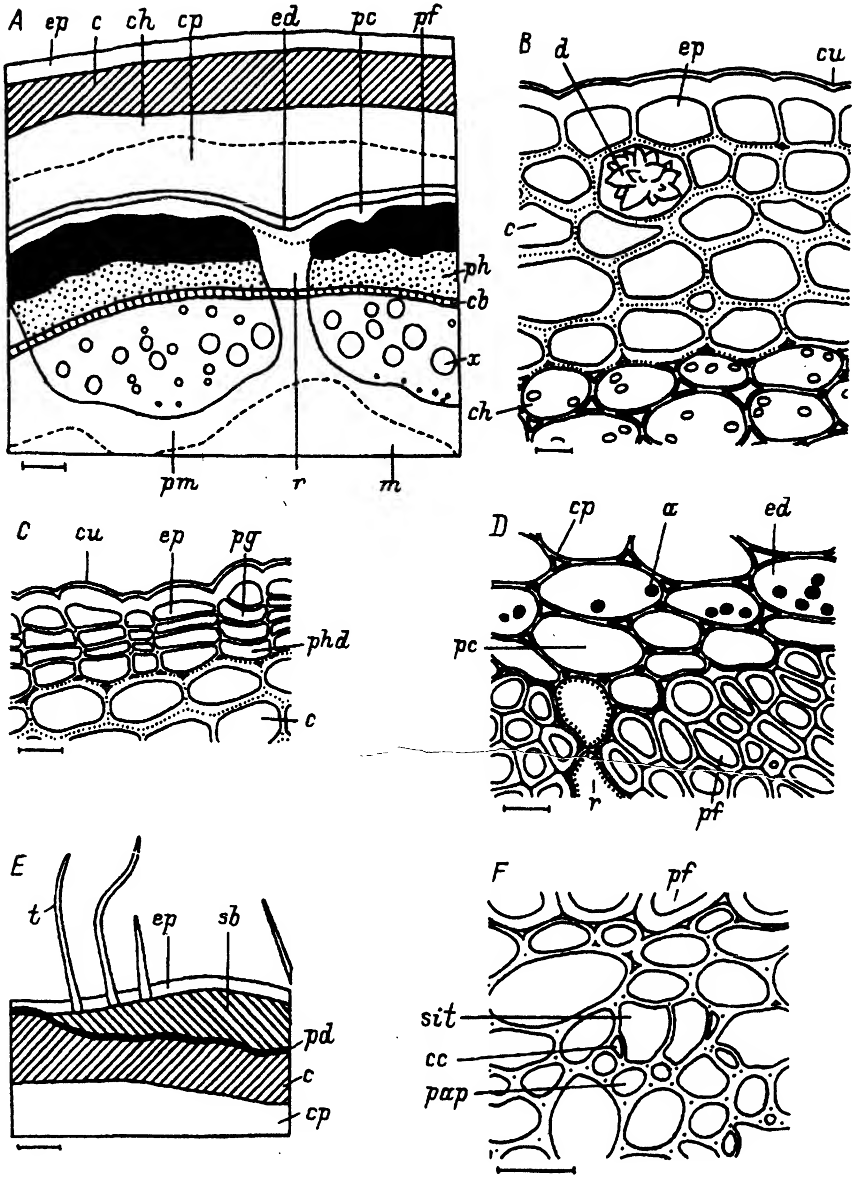


Fig. 1. Annual stems of *Rosa acicularis* (*A—D, F*) and *R. rugosa* (*E*), transverse sections.

A — scheme of the stem, *B* — outer cortex, *C* — origin of the first phellogen, *D* — inner cortex, *E* — scheme of the cortex, *F* — phloem. *a* — amyloplast, *c* — collenchyma, *cb* — cambium, *cc* — companion cell, *ch* — chlorenchyma, *cp* — cortical parenchyma, *cu* — cuticle, *d* — calcium oxalate druse, *ed* — endodermis, *ep* — epidermis, *m* — medulla, *pap* — phloem axial parenchyma, *pc* — pericycle, *pd* — periderm, *pf* — protophloem fibres, *pg* — phellogen, *ph* — phloem, *phd* — phelloderm, *pm* — perimedulla, *r* — ray, *sb* — sclerenchymatous spine base (pedestal), *sit* — sieve tube, *t* — trichome, *x* — xylem. Bar: *A, E* — 0.1 mm; *B—D, F* — 0.01 mm.

The phloem is about 1 mm thick in *R. acicularis* and *R. rugosa* and up to 1.3 mm thick in *R. abyssinica*; the conducting phloem is by 0.1 mm and 0.2—0.3 mm, respectively. The conducting phloem consists of soft elements (fig. 2, *C*). Few sieve tubes tend to be tangentially rowed. The sieve tube members are 10—12 × 100—110 μm in *R. acicularis*, 10—12 × 90—100 μm in *R. rugosa*, and 12—15 × 330—340 μm in *R. abyssinica*. Each member associates with a strand of companion cells (fig. 2, *C*). The sieve plates are simple, oblique (fig. 3, *A, D*). Axial parenchyma is homogeneous, though

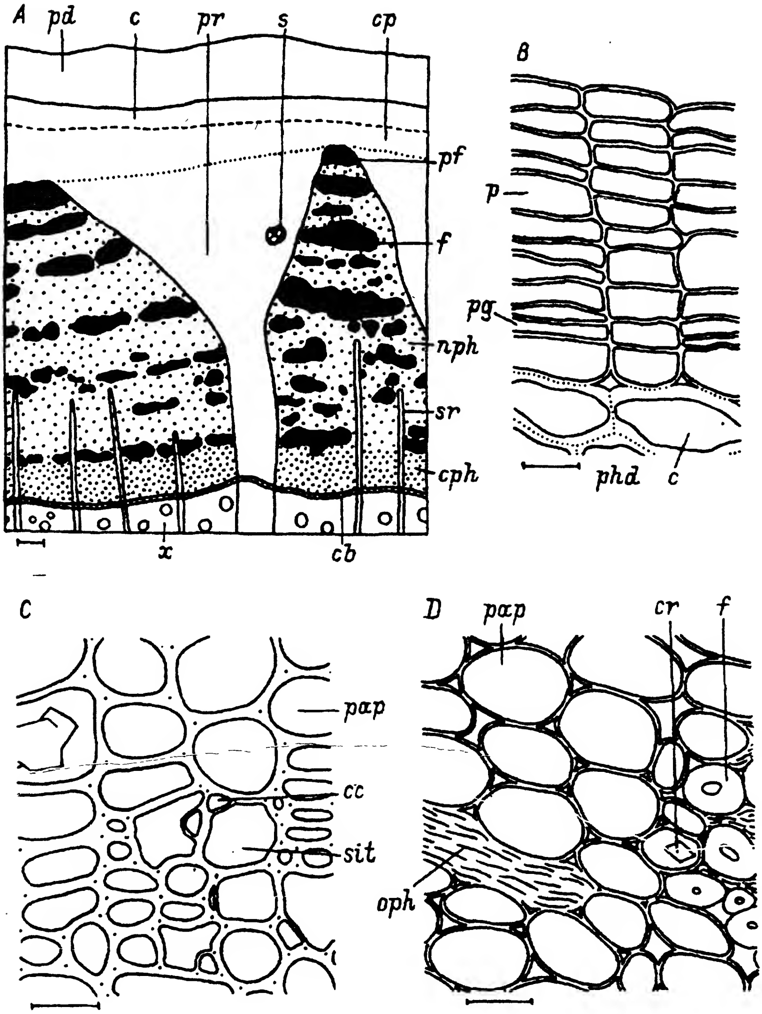


Fig. 2. Perennial branch of *Rosa acicularis*, transverse sections.

A — scheme of the branch, *B* — phellem, *C* — conducting phloem, *D* — *nonconducting phloem*. *cph* — conducting phloem, *cr* — calcium oxalate crystal, *f* — secondary phloem fibres, *nph* — nonconducting phloem, *oph* — obliterated phloem, *p* — phellem, *pr* — primary ray, *s* — sclereids, *sr* — secondary ray. Other signes are the same as in fig. 1. Bar: *A* — 0.1 mm; *B*—*D* — 0.01 mm.

some of its cells adjacent to the nonconducting zone contain a druse of calcium oxalate (fig. 2, *C*). In nonconducting phloem, the sieve tubes and companion cells die off to become strips of collapsed elements (fig. 2, *D*; 3, *B*) where the cells are indistinguishable.

The stereom appears in the nonconducting phloem (fig. 2, *A*). It consists of secondary phloem fibres in *R. acicularis* (fig. 2, *D*; 3, *B*) and *R. abyssinica* and of fibres to sclereids in *R. rugosa*. The hard elements are solitary or clustered. Lots of hard secondary phloem elements add to the protophloem fibre «caps» in *R. rugosa*.

Axial parenchyma slightly proliferates and differentiates into storage and crystalliferous parenchyma. The former outnumbers a lot the latter (fig. 2, *D*; 3, *D*). The storage parenchyma has smooth tangential cell walls and nodular radial ones (fig. 3, *B*—*D*). It stores starch.

Crystalliferous parenchyma is of two kinds. The first accompanies the stereom masses and contains one calcium oxalate prism or rhombohedron per cell (fig. 2, *D*). The second

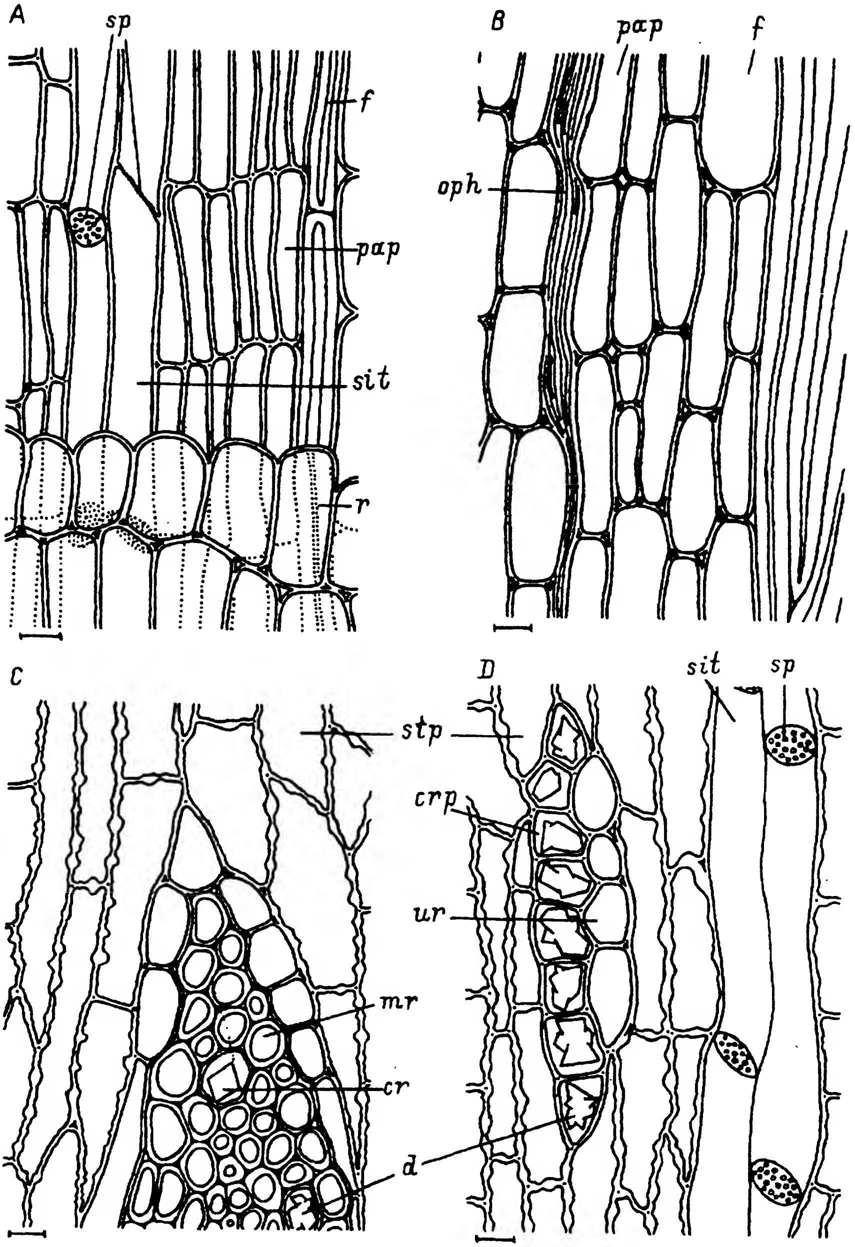


Fig. 3. Secondary phloem in *Rosa acicularis*.

A — conducting phloem, radial section; *uB* — nonconducting phloem, radial section; *C* — multiseriate ray, tangential section; *D* — phloem, tangential section. *crp* — crystalliferous parenchyma, *mr* — multiseriate ray, sp — sieve plate, *stp* — storage parenchyma, *ur* — uniseriate ray. Other signes are the same as in figs 1, 2. Bar: 0.01 mm.

flanks the rays and contains one irregular crystal of druse or calcium oxalate per cell (fig. 3, *D*).

The rays are homogeneous in *R. acicularis* (fig. 3, *A*) and *R. rugosa* and nearly heterogeneous in *R. abyssinica*. The ray parenchyma stores starch.

The primary multiseriate rays range from 0.05 × 0.50 to 0.15 × 3.00 mm in *R. acicularis*, 0.10 × 0.15 to 0.25 × 3.50 mm in *R. rugosa*, and 0.14 × 0.47 to 0.42 × 3.00—

3.50 mm in *R. abyssinica*. They tend to aggregate in the latter species. The vast majority of the ray cells is thick-walled (fig. 3, *C*) and stores starch. Few ray cells are thin-walled and contain a calcium oxalate rhombohedron (*R. acicularis*) or irregular crystal (*R. abyssinica, R. rugosa*) or a druse (*R. rugosa*). A few sclereid clusters develop in proliferating ray parenchyma (fig. 2, *A*) in *R. acicularis*.

The secondary uniseriate rays are 2—7-celled in heigth. They cross the conducting zone and disappear in the nonconducting one.

Hulthemia persica

Erect deciduous shrub with somewhat arching long-lived branches.

Annual stem is spiny and densely pubescent with unicellular subulate trichomes (fig. 4, *A*). The epidermis is one-layered and covered with thin cuticle (fig. 4, *B*). There are spine pedestals of hard sclerenchyma (fig. 4, *B*) which nearly merge with each other under the epidermis (fig. 4, *A*).

The lamellar 3- to 4-layered collenchyma is under the epidermis (fig. 4, *A*) and the pedestal tissue (fig. 4, *A, B*), respectively. Under the collenchyma there is 3- to 4-layered cortical parenchyma (fig. 4, *A, D*) in which some cells contain a calcium oxalate druse or (more internal ones) rhombohedrons. Neither the endodermis nor the pericycle is distinctive (fig. 4, *D*).

The first phellogen arises from the epidermis between the spine pedestals and from the outermost collenchyma layer under the pedestals (fig. 4, *B*).

The protophloem fibres (fig. 4, *D*) compose «caps» of vascular bundles (fig. 4, *A*). There are no other hard phloem elements in the annual branch (fig. 4, *A, E*). The soft phloem is 0.04 to 0.05 mm thick. All phloem is conducting. Its elements have unevenly thickened walls (fig. 4, *E*). Some of them stretch tangentially. The sieve tubes are 4 to 5 μm in width. The strands of companion cells are hardly visible. Sieve plates are simple, transverse or oblique. Axial parenchyma is rather homogeneous (fig. 4, *E*). There are neither obliteration nor dilatation of the phloem.

The 2- to 3-seriate primary rays are slightly dilated (fig. 4, *A*). The uniseriate secondary rays are also occasionally dilated.

Perennial branch is protected with multilayered phellem (fig. 4, *C*) of thin-walled cells. The layers of brown cells alternate with those of transparent cells in the phellem.

The cortical tissues indistinctively differ as their cells are stretched a lot tangentially. The boundary between the cortex and the phloem gets lost because of phloem parenchyma proliferation and lateral shifting of the protophloem «caps».

The phloem is 0.32—0.34 mm thick, the conducting one is by 0.01 mm and consists of soft elements (fig. 5, *C, D*). Few sieve tubes tend to be tangentially rowed in the conducting zone (fig. 5, *C*). The sieve tube members are 10—12 × 100—110 μm, each associated with a strand of companion cells (fig. 5, *B, C*). The sieve plates are simple, oblique (fig. 5, *B, D*). Axial parenchyma is homogeneous.

In nonconducting phloem, the sieve tubes and companion cells die off to become strips of collapsed elements (fig. 5, *A*) where the cells are indistinguishable.

The stereom appears in the nonconducting phloem (fig. 4, *C*; 5, *A, B, E*). It consists of secondary phloem fibres and sclereids. The secondary phloem fibres tend to tangential clustering (fig. 4, *C*).

Axial parenchyma proliferates (fig. 4, *C*) and differentiates into storage and crystalliferous parenchyma. The storage parenchyma has nodular cell walls, especially the radial ones (fig. 5, *B, D, E*). It stores starch. The crystalliferous parenchyma accompanies the stereom masses and usually contains irregular calcium oxalate crystalls per cell (fig. 5, *B, E*). Some cells in crystalliferous strand lacking the crystal change into sclereids (fig. 5, *E*).

The rays are homogeneous. The primary multiseriate rays are 0.08—0.10 × ⩾ 2.5 mm. They moderately dilate in the nonconducting zone. Few ray cells contain a calcium oxalate prism. The secondary uniseriate rays are (2)5—9(17)-celled in heigth. They cross the conducting zone and disappear in the nonconducting one. The rays harden where they cross the stereom clusters.

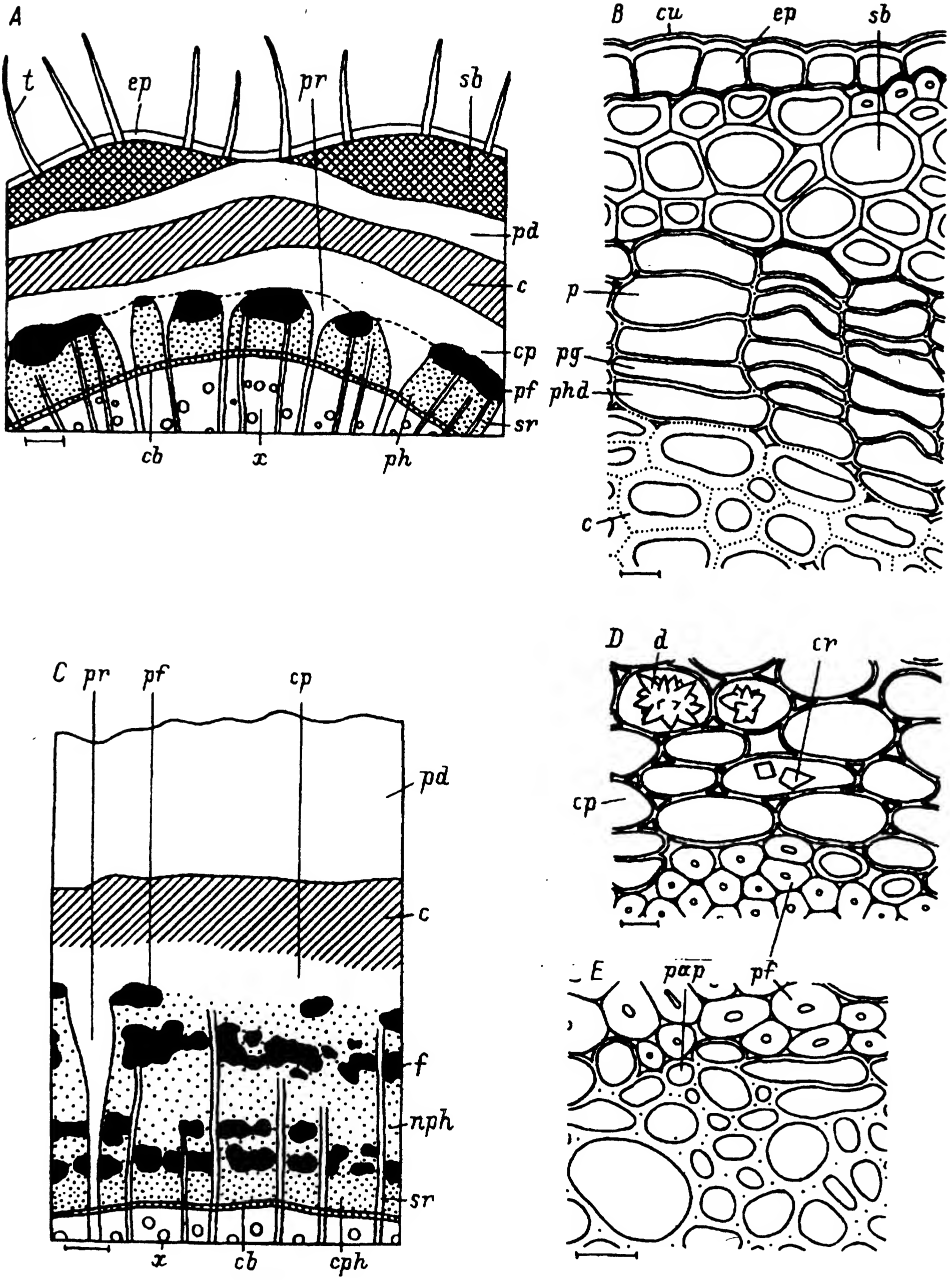


Fig. 4. Branches of *Hulthemia persica*, transverse sections.

A — scheme of the annual stem, *B* — annual outer cortex, *C* — scheme of the perennial branch, *D* — annual inner cortex, *E* — annual phloem. Other signes are the same as in figs. 1—3. Bar: *A*, *C* — 0.1 mm; *B*, *D*, *E* — 0.01 mm.

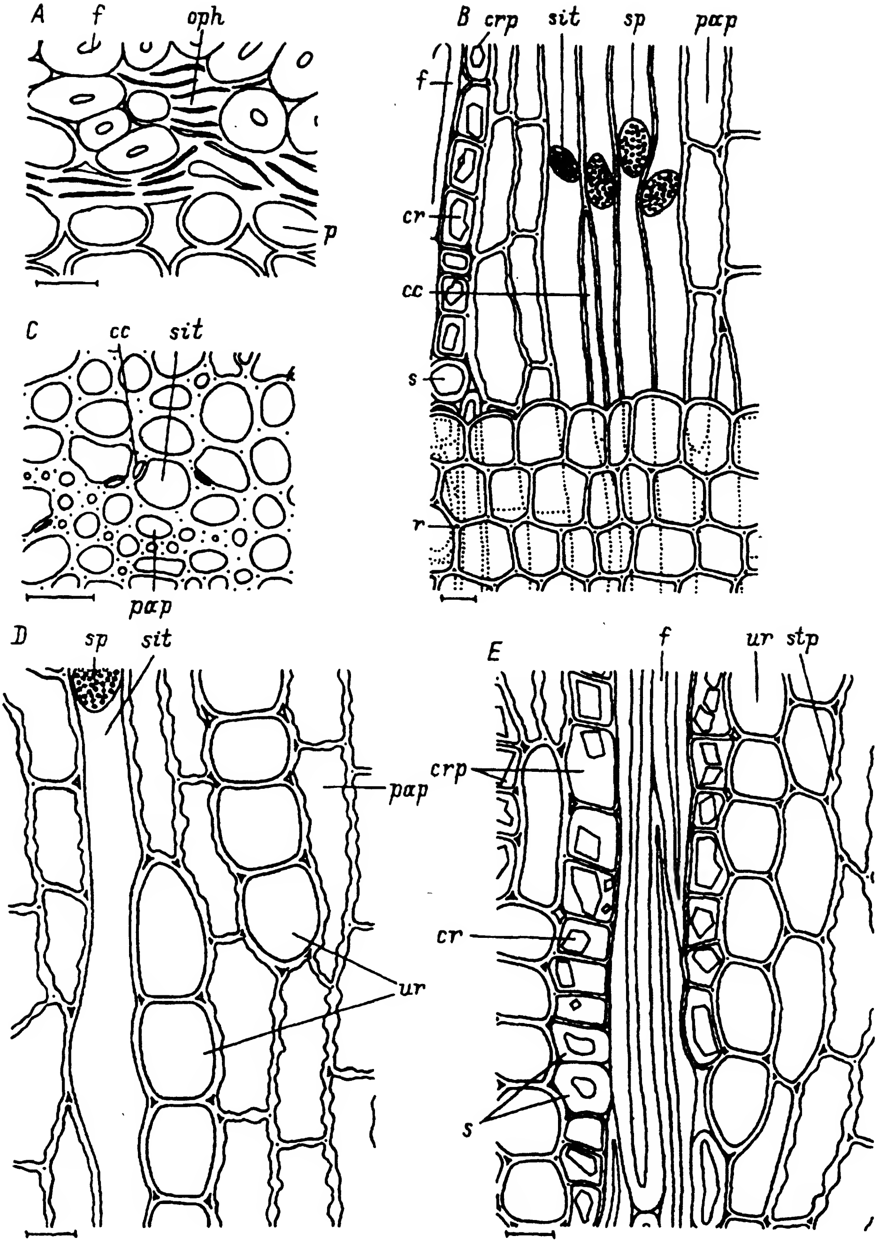


Fig. 5. Secondary phloem of *Hulthemia persica*.

A — nonconducting phloem, transverse section; *B* — radial section; *C* — conducting phloem, transverse section; *D* — conducting phloem, tangential section; *E* — nonconducting phloem, tangential section. Other signes are the same as in figs. 1—3. Bar — 0.01 mm.

Tribe *Ulmarieae*

Filipendula rubra, F. ulmaria, F. vulgaris

Perennial rhizomatous herbs with erect shoots up to 1.0—1.5 m tall.

Aerial stem. The above-ground stem is loosely pubescent with unicellular subulate trichomes (fig. 6, *A*). Scarced stocked glands consist of short uniseriate stalk and unicellular brown head in *F. rubra*. The other investigated species lack glands. The 1-layered epidermis lignifies.

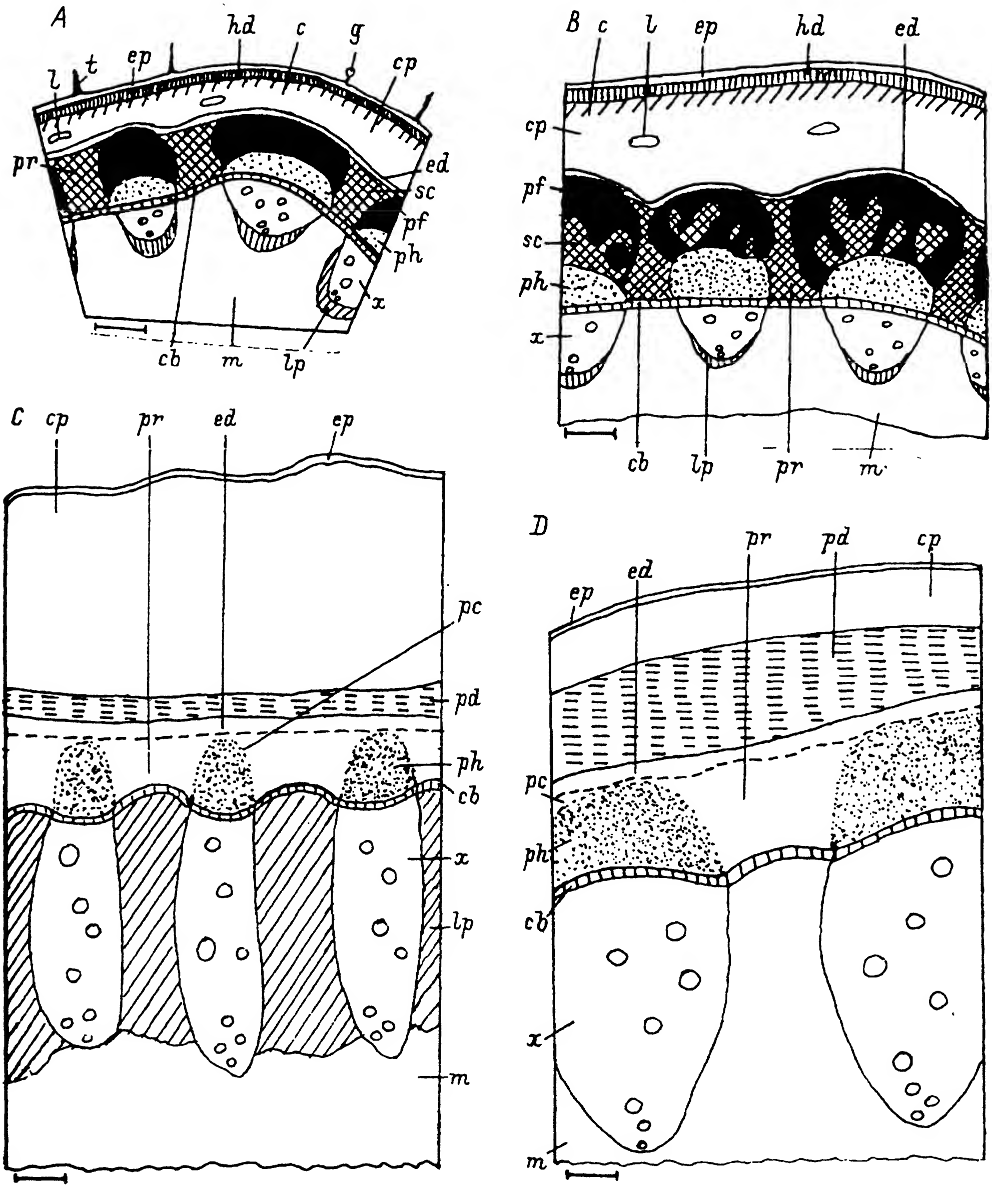


Fig. 6. Schemes of stem (*A*, *B*) and rhizome (*C*, *D*), transverse sections.

A—C — *Filipendula rubra*, *D* — *F. vulgaris*. *g* — gland, *hd* — hypodermis, *l* — lacuna, *lp* — lignifying parenchyma, *sc* — sclerenchyma. Other signes are the same as in figs. 1—3. Bar — 0.1 mm.

There is 1-layered (*F. vulgaris*), 2-layered (*F. rubra*; fig. 6, *A, B*) or 3- to 4-layered (*F. ulmaria*) lignifying hypodermis under the epidermis. In *F. rubra*, 2- to 3-layered angular collenchyma is under the hypodermis. Its cells produce secondary pitted walls in the middle and basal parts of the stem; then they lignify. Neither *F. ulmaria* nor *F. vulgaris* have collenchyma in their stems. Cortical parenchyma thickens downward the stem from 4—6 cell layers to about 15 ones (*F. rubra*); it contains small lacunae in *F. rubra* (fig. 6, *A, B*) and *F. vulgaris*. The parenchymal cells are bigger inwards. The outer cells lignify with time; the inner cells store starch. The innermost layer of the cortical cells might be considered an endodermis. The outer cortical parenchyma slightly lignifies by the end of the growing season in the above-ground basal part of aerial stem.

The stem is eustelic; collateral bundles are widely separated by primary rays (fig. 6, *A, B*) which is typical of dicotyledonous herbs (Dormer, 1946). Massive protophloem fibre «caps» develop in the bundles in distal part of the stem (fig. 6, *A*). Downwards, the protophloem fibres mix with clustered thin-walled lignifying parenchyma (fig. 6, *B*) produced by the procambium. There are no other hard phloem elements in *Filipendula* studied.

Soft phloem is about 0.1 mm thick; it consists of homogeneous axial parenchyma and sieve tube members 7—10 μm wide and 100—120 μm long (up to 200 μm in *F. ulmaria*). Each member associates with a strand of companion cells. The sieve plates are simple, slightly oblique.

Wide primary rays lignify (fig. 6, *A, B*). Secondary rays are indistinguishable.

Rhizome is glabrous and protected with the ordinary epidermis. There is thick (27—30 cell layers) cortical parenchyma under the epidermis (fig. 6, *C*), which cells increase in size inwards. The innermost cortical layer is an endodermis with typical Casparian bands in radial cell walls.

The periderm originates in the endodermis. 7- to 8-layered phellem of homogeneous, thin-walled, slightly compressed cells arises by the middle of the growing season. The phellem thickens with aging of the rhizome. The cortex loses its shape after the periderm has developed but still remains on the rhizomes (fig. 6, *D*) as like a case.

There is a 4- to 5-layered parenchymal pericycle between the endodermis and the bundles. Its cells slightly thicken their walls and lignify in the aged rhizome of *F. vulgaris*.

The rhizome is typically eustelic (fig. 6, *C, D*). Wide unlignifying primary rays separate phloem strands of vascular bundles. We failed to recognize the secondary rays. There is only soft phloem in the rhizome; even the protophloem fibres are absent (fig. 6, *C, D*). The sieve tube members with slightly oblique simple sieve plates are 10—12 μm wide and 120—200 μm long and associated each with a 4—5-celled strand of companion cells. Axial parenchyma is homogeneous.

Discussion

Both tribes share such characters as eustelic annual stems, clustered protophloem fibres constituting sclerenchymatous «caps» of the bundles, soft annual phloem, simple sieve plates. All the characters occur in a wide range of dicotyledonous plants, however. That is why they are unlikely to be of great taxonomical importance.

Distinctive features are much more numerous. These are: lignifying hypodermis (only in *Filipendula*), cortical chlorenchyma (only in *Roseae*), pericycle (only in *Roseae*), sclerenchymatous bundle «caps» of protophloem fibres (in *Roseae*) or of protophloem fibres and lignifying parenchyma (in *Filipendula*), hardening primary rays (only in *Filipendula*), strips of collapsing sieve tubes, crystalliferous axial parenchyma and fibres in secondary phloem (all in *Roseae*), origin of the first phellogen in the epidermis or outermost collenchyma (in *Roseae*) or in innermost cortical parenchyma (in *Filipendula*). So, we do not think two tribes to be closely related.

Rosa and *Hulthemia* are very similar in their cortex and phloem anatomy. The most conspicuous differences between the two are: much more massive sclerenchymatous pedestals of spines in *Hulthemia*, presence of the cortical chlorenchyma under the collenchyma in *Rosa*, more narrow and weakly dilated primary rays in *Hulthemia*, presence of the sclereids in crystalliferous parenchyma strands in *Hulthemia*, and diffuse dilatation of the phloem in *Hulthemia's* perennial branches. Nearly all the differences can be due to the xerophytic adaptations of *Hulthemia*. So, only the dilatation mode could be really considered their distinguishing character. Therefore, we would not prefer *Hulthemia* to be segregated from other *Rosa* species.

Filipendula resembles a bit herbaceous members of *Spiraeoideae* (compare Lotova, Timonin, 1998a, b), especially in deep origin of the first phellogen. That confirms Takhtajan's (1997) statement about the intermediate position of the genus between *Spiraeoideae* and *Rosoideae* subfamilies as well its inclusion into the *Spiraeoideae* (see Kalkman, 1988). However, the similarity of their cortex and phloem anatomies could be a result of the same growth habit rather than an evidence of their relationship. By the way, the rhizome phloem architectures are quite different in *Filipendula* and both spiraeoid's herbs, *Aruncus* (Lotova, Timonin, 1998a) and *Gillenia* (Lotova, Timonin, 1998b). Anyway further investigations are desired to enlighten the relations of *Ulmarieae* to other rosaceous.

Acknowledgments

We are grateful to Dr. A. A. Butnik, Botanical Institute of Uzbek Academy of Sciences, for providing us with samples of the *Hulthemia* bark and to Dr. V. N. Pavlov, Lomonosov Moscow State University, for permission to sample some herbarium specimens of *Rosa abyssinica*. The financial support from the Russian Foundation for Basic Researches is also appreciated.

LITERATURE CITED

Dormer K. J. Anatomy of the primary vascular system in dicotyledonous plants // Nature. 1946. Vol. 158. 4032. P. 737—739.

Focko W. O. Rosaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894.T. 3. Abt. 3. S. 1—61.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin a. o., 1995. Bd IV. T. 2A. Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2(2). X + 693 S.

Juzepczuk S. Gen 761. *Hulthemia* Dumort. // Flora URSS. Moscow; Leningrad, 1941. Vol. 10. P. 506—508.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. 1. P. 37—59.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 1. *Spiraeoideae — Spiraeeae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998a. Vol. 82. N 8. P. 16—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* except *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998b. Vol. 83. N 9. P. 14—27.

Schulze-Menz G. K. Rosaceae // Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.

Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882. 446 S.

Takhtajan A. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. X + 643 p.

Lomonosov Moscow State University
E-mail: timonin@ 3. hiplants. bio. msu. ru

Received 8 XII 1997

РЕЗЮМЕ

Трибы *Roseae* и *Ulmarieae* различаются многими признаками строения первичной коры и флоэмы, но пока неясно, связано ли это с их разными родственными связями или разными жизненными формами. Виды *Rosa* и *Hulthemia* настолько сходны по анатомии первичной коры и флоэмы, что их не следовало бы относить к разным родам. По ряду признаков первичной коры и флоэмы виды трибы *Ulmarieae* оказались сходными с травянистыми представителями подсемейства *Spiraeoideae*.

УДК 581.9(210.1)(265.53)

© О. А. Моча́лова

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ПОЛУОСТРОВА КОНИ (СЕВЕРНАЯ ЧАСТЬ ОХОТСКОГО МОРЯ)

O. A. MOCHALOVA. ANALYSIS OF FLORA OF THE KONI PENINSULA (NORTHERN PART OF THE OKHOTSK SEA)

Проведен таксономический и географический анализ флоры п-ова Кони — одной из наиболее богатых природных флор севера Дальнего Востока. Рассмотрены особенности состава 5 локальных флор в районе исследования, кратко охарактеризовано распространение реликтовых флористических комплексов на полуострове. На основании преобладания и большей активности охотско-камчатских эндемиков по сравнению с северовосточно-азиатскими, ведущего положения бореальных видов при малом количестве гипоарктических п-ов Кони, флора которого имеет переходный характер, отнесен к Охотско-Камчатской провинции Бореальной флористической области.

На севере Дальнего Востока особым флористическим разнообразием отличается узкая полоса Охотского побережья, в особенности его гористые полуострова, имеющие немало общих видов с Камчаткой и низовьями Амура (Юрцев, 1974). П-ов Кони — один из уникальных участков северного побережья Охотского моря, он характеризуется сложным комплексом природно-климатических условий и разнообразием ландшафтов, что сделало его местом сосредоточения многих реликтовых элементов флоры. На этой территории в прошлом пересеклись миграционные пути арктических, арктоальпийских видов при движении их к югу и видов дальневосточной флоры, расселявшихся во встречном направлении.

Изучение флоры п-ова Кони проводилось в 1992—1996 гг., площадь района исследований составила 2700 км². Исследования велись маршрутным методом в сочетании с детальным изучением флоры на ключевых участках. Наиболее полно выявлен видовой состав растений 5 локальных флор площадью 100 км² каждая. По результатам работ 1992—1994 гг. опубликован список сосудистых растений п-ова Кони, приведены данные по распространению редких видов, а также кратко описана история изучения полуострова и дана физико-географическая характеристика района работ (Мочалова и др., 1995).

Примечание. Дополнительно к опубликованному ранее (Мочалова и др., 1995) списку во флоре п-ова Кони установлены следующие виды: *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro, *Polystichum lonchitis* (L.) Roth, *Botrychium boreale* Milde, *Potamogeton borealis* Rafin., *Hierochloë pauciflora* R. Br., *Agrostis anadyrensis* Socz., *A. kudoi* Honda, *Calamagrostis tenuis* V. Vassil. *Poa kamtczatensis* Probat., *P. macrocalyx* Trautv. et Mey., *P. ochotensis* Trin., *P. sublanata* Reverd., **Festuca lenensis* Drob., **Elymus kronokensis* (Kom.) Tzvel., *E. macrourus* (Turz.) Tzvel., *Eriophorum komarovii* V. Vassil., *Carex ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev., *C. stans* Drej., *Rumex lapponica* (Hiit.) Czernov (*Acetosa lapponica* (Hiit.) Holub), *Chenopodium album* L., *Cerastium arvense* L., **Anemonastrum sachalinensis* (Juz.) Starodub., *Thalictrum contortum* L., *Papaver radicatum* Rottb., *Descurainia sophioides* (Fisch ex Hook.) O. E. Schulz, *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch., *Sedum kamtschaticum* Fisch., **Saxifraga nivalis* L., *Potentilla stolonifera* Lehm. ex Ledeb., **Astragalus marinus* Boriss. (*A. boreomarinus* Khokhr.), *Viola mauritii* Tepl., *Rhododendron lapponicum* (L.) Wahlenb. *Vaccinium minor* (Lodd.) Avror. (*V. vitis-idaea* subsp. *minus* Lodd.), *Trientalis arctica* Fisch. ex Hook., *Plantago camtschatica* Link, **Tephroseris heterophylla* (Fisch.) Conenchnaja (*Senecio resedifolius* Less.), *Taraxacum magadanicum* Tzvel.

Звездочкой отмечены виды, приводимые только по литературным источникам (в «Сосудистых растениях...» (1985—1996) на картах ареалов имеются точки на п-ове Кони).

Данная статья посвящена анализу флоры полуострова (анализ флористических списков проводили в программах Excel 5.0 и Statistica).

Оценка таксономического разнообразия

Природная флора п-ова Кони — одна из наиболее богатых среди изученных природных флор севера Дальнего Востока, она насчитывает 540 видов сосудистых растений, относящихся к 225 родам и 69 семействам (табл. 1). Во флоре полуострова представлено более 1/3 видов растений, произрастающих в Магаданской обл. (включая Чукотский АО) и около 3/4 флоры[1] Прибрежно-Охотского р-на (Хохряков, 1985).

Во флоре полуострова в 10 ведущих семействах содержится 105 (46.9 %) родов и 327 (61.05 %) видов (табл. 2). Наиболее богаты родами семейства *Poaceae* (23 рода), *Asteraceae* (18), *Rosaceae* (14), *Caryophyllaceae* и *Ranunculaceae* (по 13), *Brassicaceae* и *Ericaceae* (по 10), *Liliaceae* и *Apiaceae* (по 7), *Cyperaceae* (5 родов).

Преобладающее положение 3 семейств — *Asteraceae, Poaceae* и *Cyperaceae*, значительно превышающих по численности видов все остальные семейства, и значительная роль *Salicaceae* и *Ranunculaceae* характеризуют флору п-ова Кони как бореальную (Юрцев, 1968; Толмачев, 1986). Как и в большинстве других северных азиатских горных флор, сем. *Asteraceae* находится здесь на 3-м месте (Малышев, 1973). Удельный вес видов, входящих в первую десятку семейств выше, чем в других бореальных флорах, и составляет 61 %. Это сближает флору полуострова с арктическими, где на долю 10 семейств приходится 2/3—3/4 видового состава. Положение сем. *Poaceae* на 1-м месте и *Caryophyllaceae* на 5-м также характерно для более северных флор. Высокий процент *Juncaceae* сближает флору полуострова с флорами Западного Приохотья (Шлотгауэр, 1978) и высокогорий Сихотэ-Алиня (Вышин, 1990), а значительное участие *Ranunculaceae* — с флорами Западного Приохотья и бассейна р. Уды (Доронина, 1973). Отметим относительно высокую долю высших споровых во флоре полуострова — 6.1 % (*Polypodiophyta* — 3.5 %, *Equisetaceae* — 1.3 %, *Lycopodiaceae* — 1.3 %). Таким образом, спектры ведущих семейств характеризуют флору п-ова Кони как бореальную, своеобразие которой придает тесное сочетание признаков, характерных как для более северных, так и для более южных флор.

Родовой спектр, так же как и семейственный, указывает на пестроту флоры. Роды по убыванию располагаются в следующем порядке: *Carex* (40 видов, или 7.3 %), *Salix* (18, 3.4 %), *Poa* (16, 3.0 %), *Saxifraga* (15, 2.8 %), *Luzula* (14, 2.6 %), *Ranunculus* (12, 2.2 %), *Pedicularis* (10, 1.9 %), *Eriophorum* (9, 1.9 %), *Juncus* (9, 1.9 %), *Stellaria* (9, 1.9 %). Всего в 10 родах содержится 152 вида, что составляет 28 % флоры. По 4 вида содержат 11 родов, по 3 — 19 родов, по 2 — 44 рода, по 1 — 129 родов. Ведущая роль *Carex* и *Salix* характерна для бореальных и некоторых умеренноарктических флор (Юрцев, 1968; Raupp, 1974; Tuhkanen, 1984; Толмачев, 1986, и др.). На полуострове среди осок доминируют гипоарктомонтанные и в меньшей степени арктобореальномонтанные виды, а среди ив преобладают бореальных и гипоарктомонтанные. Значительное количество видов *Saxifraga*, большинство из которых арктоальпийские и гипоарктомонтанные, отражает высокогорные черты изучаемой флоры.

Своеобразие флоры полуострова выражается в большом числе видов *Poa*, среди которых преобладают бореальные.

---

[1] Здесь и далее во флорах области, Прибрежно-Охотского флористического р-на и других флорах учитываются только аборигенные виды этих флор.

ТАБЛИЦА 1

Таксономическая структура флоры п-ова Кони и Магаданской обл.

Таксономические группы	П-ов Кони				Магаданская обл.	
	Число видов	% от общего числа видов	Число родов	% от общего числа родов	Число видов	% от общего числа видов
Высшие споровые	33	6.1	16	7.1	50	4.0
Голосеменные	3	0.6	3	1.3	4	0.3
Покрытосеменные	504	93.3	206	91.6	1186	95.7
в том числе:						
однодольные	163	30.2	47	21.0	344	27.8
двудольные	341	63.1	159	70.6	842	67.9
Пропорции флоры	7.83 : 3.26 : 1				15.2 : 3.95 : 1	

ТАБЛИЦА 2

Семейственный флористический спектр п-ова Кони и ряда других флор

Семейство	П-ов Кони				Прибрежно-Охотский район*		Магаданская обл.*	
	Число видов	а	б	Число родов	а	б	а	б
Poaceae	64	1	11.9	23	1	13.8	1	10.6
Cyperaceae	51	2	9.5	5	2	10	2	10.2
Asteraceae	42	3	7.8	18	3	7.2	3	9.9
Ranunculaceae	33	4	6.2	13	4	5.6	6	5.6
Caryophyllaceae	28	5	5.2	13	5	4.9	5	5.8
Rosaceae	24	6	4.5	14	6	4.3	7	5.2
Juncaceae	23	7=8	4.3	2	11=12	3	12	1.9
Brassicaceae	23	7=8	4.3	10	9	3.4	4	6
Salicaceae	20	9	3.7	3	7=8	3.6	9=10	3.8
Saxifragaceae	19	10	3.5	4	7=8	3.6	9=10	3.8
Коэф. Кэнделла					+0.83		+0.73	

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Семейство	П-ов Камчатка**		Камчатская обл.**		Западное Приохотье***	
	а	б	а	б	а	б
Poaceae	2=3	9	1	11	4	7
Cyperaceae	2=3	9	3	9	1	11
Asteraceae	1	14	2	10	2	8.3
Ranunculaceae	4	4	6	4.5	5	5.7
Caryophyllaceae	5=6	4	7	4	9	3.3
Rosaceae	7	3	5	4.6	3	7.2
Juncaceae	—	—	—	—	8	3.3
Brassicaceae	5=6	4	4	5	—	2
Salicaceae	—	—	9	3	6	5.7
Saxifragaceae	—	—	8	3.3	7	5.2
Коэф. Кэнделла	+0.69		+0.56		+0.54	

Примечание. а — номер семейства в ряду по убыванию числа видов, «—» — отсутствие данного семейства в числе 10 ведущих; б — % видов семейства от всей флоры. * — по: Хохряков, 1985; ** — по: Определитель..., 1981; Харкевич, 1989; *** — по: Шлотгауэр, 1978.

Сравнительный анализ локальных флор

При исследовании флоры полуострова в разных его частях были изучены 4 локальные флоры (ЛФ) площадью около 100 км² каждая (рис. 1). Проанализированы также флора р. Антара, исследованная Ю. П. Кожевниковым и А. П. Хохряковым (1976) и приближающаяся по характеристике (10 × 15 км²) к ЛФ, а также ЛФ «Буочах», расположенная примерно в 40 км от полуострова в районе «елового острова» на р. Буочах (Мочалова, 1996). Уровень видового богатства локальных флор на полуострове составляет в среднем 343 вида и соответствует таковому в северотаежной зоне. По этому показателю п-ов Кони сравним с Ольским плато (330 видов), флора которого считается самой богатой из известных в пределах Колымского нагорья (Юрцев, Хохряков, 1975).

Высокие коэффициенты сходства видового состава локальных флор (табл. 3) свидетельствуют об их относительной однородности. К примеру, коэффициенты Съеренсена для близлежащих локальных флор в подзоне северных гипоарктических тундр составляют на Западном Таймыре 74—77 %, на п-ове Ямал — 87—91 % (Ребристая, 1987), а на Колымско-Анадырском водоразделе — 81—82 % (Петровский, Плиева, 1986), причем, по мнению авторов, только в последних двух случаях они указывают на относительное флористическое однообразие территорий. Вне зависимости от способа построения дендрограмм (программа Statistica) при высоком уровне сходства выделяется блок из ЛФ «Бургаули» и ЛФ «Умара» (рис. 2), а также прослеживается обособленность ЛФ «Буочах», ее связь с остальными локальными флорами осуществляется либо через ЛФ «Богурчан», либо через ЛФ «Мелководную». ЛФ «Буочах» одна или в блоке с ЛФ «Мелководной» имеет самый низкий уровень включения в остальные флоры полуострова (для флоры окрестностей р. Буочах характерны 12 видов, отсутствующих во флоре полуострова). Значительное сходство локальных флор «Бургаули», «Умара» и «Мелководная» связано с наличием в их составе флористических близких комплексов приморской растительности, пар локальных флор «Умара»—«Богурчан», «Богурчан»—«Мелководная» — со сходными комплексами долинно-лесной растительности, а локальные флоры «Богурчан» и «Бургаули» объединяет наличие высокогорных видов растений.

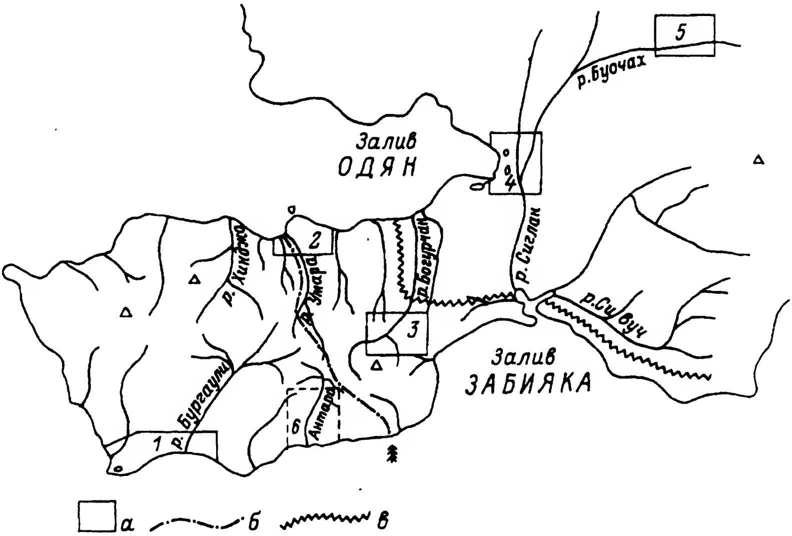


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

а — участки изучения локальных флор, *б* — граница распространения лиственницы, *в* — границы флористических районов на п-ове Кони. Локальные флоры: *1* — «Бургаули», *2* — «Умара», *3* — «Богурчан», *4* — «Мелководная», *5* — «Буочах», *6* — «Антара».

ТАБЛИЦА 3

Сравнение локальных флор по специфичности их состава коэффициентам сходства

ЛФ	Бургаули	Антара	Богурчан	Мелководная	Умара	Буочах
Бургаули	**380**	$\frac{\text{—}}{87}$	$\frac{77}{85}$	$\frac{80}{84}$	$\frac{84}{92}$	$\frac{76}{82}$
Антара	189	**223**	$\frac{\text{—}}{77}$	$\frac{\text{—}}{76}$	$\frac{\text{—}}{77}$	$\frac{\text{—}}{73}$
Богурчан	293	167	**334**	$\frac{77}{77}$	$\frac{81}{84}$	$\frac{80}{82}$
Мелководная	287	166	264	**342**	$\frac{81}{83}$	$\frac{80}{81}$
Умара	295	167	271	268	**322**	$\frac{75}{76}$
Буочах	267	158	268	266	244	**327**
Доля общих видов, %	32.1 %	56.2 %	35.5 %	35.7 %	37.9 %	37.3 %

Примечание. В правом верхнем углу: над чертой — значение коэффициента сходства Съеренсена, под чертой — коэффициент Симпсона (наибольшая из двух мер включения) (ЛФ «Антара» учитывалась только при анализе «разновеликих» флор из-за неполноты ее выявления, поэтому коэффициент Съеренсена для нее не рассчитывался и в таблице обозначен прочерком). В левом нижнем углу — число общих видов в локальных флорах. По диагонали — число видов в ЛФ.

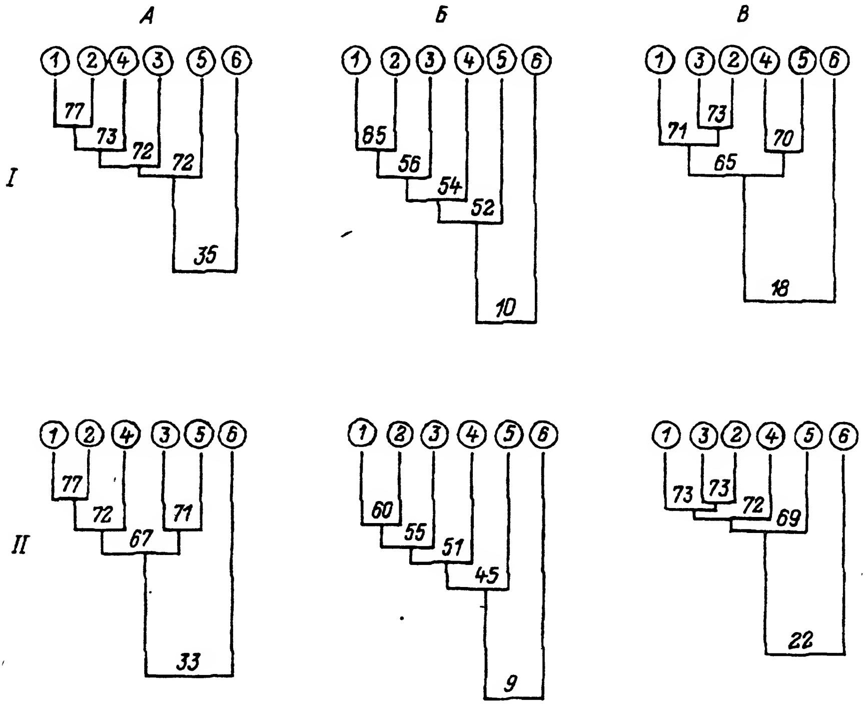


Рис. 2. Дендрограмма сходства локальных флор, построенная различными методами.

I — односвязывающий метод. *II* — метод взвешенного среднего арифметического связывания. *А* — коэффициент Съеренсена, *Б* — коэффициент Жаккара, *В* — коэффициент Симпсона. Цифры в кружках — локальные флоры: *1* — «Бургаули», *2* — «Умара», *3* — «Богурчан», *4* — «Мелководная», *5* — «Буочах», *6* — «Антара».

ТАБЛИЦА 4

Соотношение широтных и долготных групп во флоре п-ова Кони

Долготные группы	Широтные группы									
	А	АА	Га	ГаМ	ГаБ	АБ	АБМ	ГаБМ	Б	Всего, %
Плюр.	0	0	0	0	0	0.2	0.2	0	0.75	1.15
Цирк.	0.4	6.5	3.2	3.5	1.35	6.5	0.75	0.5	4.5	27.2
ЕАСА	0	1.7	0.8	1.9	0.2	1.3	0.6	0	5.6	12.1
ЕА	0	0.6	0	0.9	0.75	0.6	0.4	0.4	3.2	6.85
СбСА+СбзСА	0.45	2.3	1.0	0.75	0.4	1.5	0.2	0.2	0.75	7.55
ВСбСА+зСА	0.2	2.8	1.5	2.2	0.4	1.5	0.2	0.4	1.1	10.3
ДСА+зСА	0.2	2.1	0.9	1.3	0	1.05	0.4	0.6	1.7	8.25
Сб	0	0.7	0.4	0.4	0.2	0.6	0	0.2	1.3	3.8
ВСб	0	1.1	2.25	2.4	0.75	0.95	0.95	1.1	2.8	12.3
Д	0	0.6	0.4	0.6	0.2	0	0	0	1.1	2.9
ОхСА+зСА	0	0	0.2	0.2	0	0	0	0	0.2	0.6
Ох	0	0.6	0	0.4	0.75	0	0	0.6	0.75	3.1
ОхВост	0	0	0	0	0.2	0	0	0.4	0.6	1.2
ОхЮгЗап	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.4	0.6
ОхКол	0	0	0.55	0.2	0	0.4	0	0	0	1.15
Энд.	0	0	0.4	0.55	0	0	0	0	0	0.95
Всего, %	1.25	19.0	11.6	15.3	5.2	14.6	3.7	4.5	24.75	100

Примечание. **Долготные группы:** Плюр. — плюризональная; Цирк. — циркумполярная; ЕАСА — евразиатско-североамериканская (виды с разрывами ареала в различных секторах Евразии или Америки), ЕА — евразиатская; азиатско-североамериканская с подгруппами: СбСА — сибирско-североамериканская, СбзСА — сибирско-западносевероамериканская, ВСбСА — восточносибирско-североамериканская, ВСзСА — восточносибирско-западносевероамериканская, ДСА — дальневосточно-североамериканская, ДзСА — дальневосточно-западносевероамериканская; ОхСА — охотско-североамериканская; азиатская с подгруппами: Сб — сибирско-дальневосточная, ВСб — восточносибирская-дальневосточная, Д — дальневосточная; охотская с подгруппами: Ох — охотская (виды, распространенные вокруг всего Охотского моря), ОхЮгЗап — юго-западно-охотская (виды, распространенные в Охотии и южнее в субокеанических районах Дальнего Востока), ОхВост — восточно-охотская (виды, распространенные в Северной Охотии и на Камчатке, включая Корякию), ОхКол — охотско-колмыцкая, Энд. — эндемики Северной Охотии. **Широтные группы:** А — арктическая, АА — арктоальпийская, Га — гипоарктическая, ГаМ — гипоарктомонтанная, ГаБ — гипоарктобореальная, АБ — арктобореальная, АБМ — арктобореально-монтанная, ГаБМ — гипоарктобореально-монтанная (гипоарктомонтанные + бореально-монтанные виды) Б — бореальная.

Географический анализ

Отсутствие единой достаточно дробной классификации географических элементов и, как следствие, разное понимание объема выделяемых единиц, а также необходимость учета географической специфики анализируемой флоры привели к созданию собственной классификации ареалов, построенной по принципу биогеографических координат (Юрцев, 1968). За основу мы приняли широтно-долготные группы, выделенные Б. А. Юрцевым с соавт. (1979) и С. Д. Шлотгауэр (1990), слабое попадание какого-либо вида в тот или иной сектор не учитывали.

Основное ядро флоры слагается широко распространенными видами: циркумполярными (27.2 %) и евразиатско-североамериканскими (12.1 %); 12.3 % видов содержит группа восточносибирских видов (табл. 4). Растения, общие с Сибирью и Дальним Востоком (33 %), широко распространены на полуострове, часть из них является эдификаторами растительного покрова, например *Pinus pumila*,[2] *Larix*

---

[2] Названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1995) с частичными коррективами по «Сосудистым растениям...» (1985—1996).

dahurica и *Rhododendron aureum*. Виды, восточная граница распространения которых не выходит за пределы Азии, составляют 33 %. При объединении видов в группы по признаку западных границ ареала максимальная доля приходится на восточносибирские виды — 22 %, а доля видов, доходящих до Урала, и дальневосточных одинакова и составляет по 11 %. Резкий перевес в числе растений, находящих на данной меридиональной полосе восточную границу своего распространения, над числом видов, имеющих здесь западную границу (32.9 % против 18.75 %), подтверждает преобладание связей флоры полуострова с азиатскими флорами над связями с североамериканскими флорами.

На долю растений, распространенных только на Дальнем Востоке, приходится 11.9 %. Группа охотских видов включает 44 вида (7.6 % от флоры), из них 16 видов распространены «вокруг» Охотского моря (панприохотские). Охотские виды, распространенные в Северной Охотии и восточнее (охотско-камчатские), почти в 2 раза преобладают (1.2 % против 0.6 %) над видами, распространенными западнее и юго-западнее. Разброс данных, характеризующих долю видов различных долготных групп в разных частях полуострова, незначителен. Только на северо-востоке полуострова снижается количество охотских видов и увеличивается доля евразиатских и восточно-сибирских.

Анализ флоры по широтным элементам показал, что в ней преобладают бореальные (24.8 %) и арктоальпийские (19.0 %) виды (табл. 4). Это характеризует флору п-ова Кони как бореальную, подчеркивая ее бореально-высокогорный характер. Следующими по численности являются гипоарктомонтанные и арктобореальные виды, составляющие 15.3 и 14.6 % флоры соответственно. Соотношения между широтными группами в разных частях полуострова изменяются гораздо сильнее, чем долготные флористические спектры. Участие бореальных видов наиболее высоко в локальных флорах «Мелководная» и «Умара», что связано, как с отсутствием высокогорий, так и с богатством и разнообразием долинно-лесной растительности в этих локальных флорах. Арктоальпийские виды преобладают в западной части полуострова, где имеются высокогорья, — в локальных флорах Антара, Богурчан и Бургаули; т. е. при ведущем положении бореальных видов во всех локальных флорах на второе место в высокогорьях выходят арктоальпийские и гипоарктомонтанные виды, а на остальной территории — арктобореальные. Доля гипоарктических видов — типичных представителей северотаежных комплексов наиболее высока на северо-востоке полуострова в ЛФ «Мелководная».

Особенности распространения океанических и континентальных видов

Во флоре п-ова Кони доля океанических видов составляет 23 %, что в 2 раза превышает количество континентальных (10 %), однако преобладают нейтральные виды, на долю которых приходится 67 % флоры. Экологический спектр океанических видов гораздо шире, чем континентальных, во многих ландшафтах они играют ведущую роль, например *Betula lanata, Rhododendron aureum*. В группе океанических бореальных видов, более активных в западной и центральной частях полуострова, преобладает дальневосточный долготный элемент (*Angelica gmelinii, Lonicera chamissoi, Aconitum umbrosum, Ranunculus subcorymbosus, Artemisia opulenta, Maianthemum dilatatum, Rosa amblyotis*).

Доля континентальных видов в различных районах полуострова практически одинакова, но на западе они приурочены к гольцам и горным тундрам (*Saxifraga radiata, Potentilla arenosa, P. nivea, Silene stenophylla, Pedicularis alopecuroides* и др.), а на востоке — к речным долинам. По галечникам более обычны, чем на западе, *Alopecurus alpinus, Stellaria fischerana, Trisetum spicatum, Dianthus repens*; в лишайниковых лиственничниках и на разнотравно-злаковых закустаренных лугах — *Draba cinerea, Hedysarum hedysaroides, Androsace septentrionalis*. Только в долине р. Сиглан встречается *Betula extremiorientalis*, который здесь является одним из доминирующих видов на закустаренных лугах. Особенностью Кони-Пьягинского массива является достаточно быстрое изменение соотношения континентальных и океанических элементов в направлении от берега моря, в особенности в районах, отделенных от него хребтами. В ЛФ «Буочах», находящейся всего в 40 км от моря, доля континентальных видов увеличивается до 15.5 % (из континентальных видов, отсутствующих на полуострове, на р. Буочах обычны *Populus tremula, Saxifraga kolymensis, Sorbus sibirica, Poa botryoides* и др.). При этом, как и во флоре всего Колымского нагорья, не наблюдается скачкообразной смены океанических видов континентальными, а, напротив, идет перекрывание ареалов тех и других.

Особенности распространения реликтовой растительности

Современная флора и растительность североохотского побережья и п-ова Кони, в частности, сложились в результате длительной трансформации древних флор, которые происходили на фоне формирования горного рельефа и чередования климатически контрастных эпох. Сложная история формирования стала причиной существования во флоре Колымского нагорья 3 основных реликтовых комплексов. Мезофитные арктотретичные реликты, развивавшиеся здесь автохтонно в течение всего третичного периода, тесно связаны с флорой более южных территорий, главным образом с флорой дальневосточного типа. Аллохтонные ксерофитные реликты центрально-азиатского и южно-сибирского происхождения появились в середине—конце плиоцена. Арктические и арктоальпийские реликты, сформировавшиеся в Арктике в конце плиоцена—начале плейстоцена, получили наибольшее распространение во время ледниковых периодов (Хохряков, 1976, 1979, 1989). Их современное распространение совпадает с участками, где обнаружены наиболее мощные следы оледенения (Юрцев, Хохряков, 1975; Шлотгауэр, 1978, 1990; Харкевич, Вышин, 1989). Одной из таких территорий в Северной Охотии является п-ов Кони, в высокогорьях западной части которого находится рефугиум арктоальпийской и арктической флоры. Наиболее богаты этими видами сообщества, существующие на мелкощебнистых участках гольцов и пятнах сырого мелкозема в горных тундрах.

Сообществами, в которых максимальна доля бореальных видов с основным ареалом на Камчатке и (или) на юге Дальнего Востока, являются высокотравные луга, каменноберезовые и лиственнично-каменноберезовые леса. Самые разнообразные и богатые из них существуют на п-ове Кони в поймах и на пологих склонах речных долин в 5—15 км от устьев рек, где уже ослаблено холодное влияние моря, но еще не наблюдается летних заморозков. В этих сообществах обычны океанические виды, редкие во флоре Колымского нагорья, такие как *Vahlodea flexuosa, Filipendula palmata, Maianthemum dilatatum, Dactylorhiza aristata, Ranunculus subcorymbosus, Anemonoides debilis, Senecio cannabifolius*, хотя по составу они обеднены по сравнению с аналогичными формациями Камчатки (Ефремов, 1969; Растительность..., 1994). Флористические связи между Камчаткой, южной и северной Охотией объясняются как существованием более обширной суши на месте современного шельфа Охотского моря, так и сходством древних флор этих районов. На полуострове сейчас представлены растения, некогда произраставшие на всем побережье Охотского моря, а затем на большей его части вымершие.

Бореальные виды с более широким ареалом, такие как *Huperzia selago, Clematis fusca, Adoxa moschatellina, Melica nutans, Impatiens noli-tangere*, встречаются практически во всех типах лесов, а местами даже в стланиковых зарослях, но особенно богаты ими лиственнично-чозениево-ивовые и лиственнично-каменноберезовые леса высоко- и старопойменного уровней в долинах крупных рек. Эти растения, сохранившиеся со времен господства тайги, развивались на побережье параллельно с дальневосточными бореальными элементами каменноберезняков. Наиболее богаты бореальными видами пойменные сообщества северо-восточной части полуострова, так как в них встречаются растения из обоих групп. Вероятно, это связано с тем, что при значительных перестройках климата и рельефа именно в долинах рек, в особенности нерестовых, складывались условия для существования флористических рефугиумов, т. е. особый микроклимат, зависящий от гидрологического режима и ландшафтных особенностей местности (Хохряков, 1979; Егорова, 1983).

Представители ксерофитно-степного комплекса на полуострове в большинстве случаев произрастают вместе с видами каменистых высокогорий, образуя несомкнутые сообщества из *Selaginella rupestris, Dicentra peregrina, Patrinia sibirica, Pulsatilla multifida, Ermania parryoides, Dracocephalum palmatum.* Отдельные представители ксерофитно-степного комплекса встречаются на южном побережье полуострова, однако значительные скопления они образуют на сопредельных с полуостровом территориях — в среднем течении р. Буочах и на северном берегу залива Одян.

О границе распространения лиственницы

Одна из особенностей п-ова Кони — это отсутствие лиственницы в его западной части одновременно с существованием там высокотравья на лугах, в пойменных и каменноберезовых лесах (рис. 1). По мнению П. М. Медведева (1943), А. П. Васьковского (1950) и др., отсутствие лиственницы на многих участках североохотского побережья связано с горизонтальной инверсией компонентов среды, в особенности температур воздуха, с холодным туманным летом и штормовыми ветрами зимой. Однако лиственница и каменная береза мало отличаются по требовательности к субстрату и климатическим условиям, обе породы уживаются с приморским климатом (Стариков, 1958; Кабанов, 1972; Поздняков, 1975; Шемберг, 1982).

Принимая во внимание, что на Камчатке в районах с океаническим климатом с горами связаны автохтонные группировки каменноберезняков, образующих верхнюю границу лесного пояса, можно предположить, что на п-ове Кони каменноберезняки также нашли подходящие условия для существования и в прошлом занимали гораздо бóльшие площади. Одновременно с каменноберезняками вплоть до последнего межледниковья, вероятно, были широко распространены ельники, о чем свидетельствует богатство лесов полуострова недревесными темнохвойнотаежными видами, особенно в его северо-восточной части. Лиственничники в то время произрастали лишь в неблагоприятных для лесных сообществ местообитаниях, в основном на более «континентальных» участках — в центральной и северной частях Кони-Пьягинского массива. Видимо, растительный покров на полуострове вплоть до последнего межледниковья был гораздо ближе к таковому в более южных районах Охотии или Камчатки, чем к растительности Колымского нагорья, и проникновение лиственницы на полуостров произошло в относительно недавнем прошлом.

Ботанико-географическое районирование п-ова Кони

На основании сравнения видового состава растений в различных частях полуострова, анализа распространения как характерных, являющихся главными компонентами растительного покрова, так и эндемичных, реликтовых видов на территории полуострова выделено 2 ботанико-географических района: Западный и Северо-восточный. При выявлении флористических рубежей как дополнительные признаки учитывались характер растительности и орография.

Западный район занимает бóльшую часть полуострова. Его флора отличается повышенным участием арктоальпийских и бореальных видов и низким — гипоарктических. Для района характерна высокая доля растений океанического склада, а в группе континентальных видов — преобладание арктических и арктоальпийских видов. Только на западе полуострова отмечены *Poa almasovii, Taraxacum magadanicum, Potentilla rupifraga, Ranunculus altaicus* subsp. *sulphureus.* К кодифференциальным видам относятся *Sorbus sambucifolia* и *Cryptogramma acrostichoides*, которые хотя и встречаются на северо-востоке, но их участие в сложении растительного покрова там незначительно.

Северо-восточный район занимает на п-ове Кони меньшую площадь по сравнению с Западным. Флора района занимает промежуточное положение между устойчиво океанической флорой запада полуострова и зональной светлохвойнотаежной флорой. Континентальные виды присутствуют, в отличие от Западного района на низшем гипсометрическом уровне — в долинах рек. Только в Северо-восточном районе встречаются весьма обычные там *Betula extremiorientalis, Anemonidium dichotomum, Clematis fusca* и более редкие *Gentianopsis barbata, Eritrichium villosum, Thalictrum alpinum, Arctophila fulva, Salix myrtilloides, Ranunculus pallasii.*

Место в системе флористического районирования Северо-Восточной Азии

Переходное положение Северной Охотии между устойчиво-континентальными и океаническими территориями определило переменность типов климата в геологическом прошлом и дискуссионность вопроса о большей близости региона к Восточной Сибири или Камчатке. Факт насыщенности Охотского побережья океаническими охотскими и охотско-камчатскими элементами трактуется различными авторами по-разному: А. Л. Тахтаджян (1978) относит его к Северо-восточносибирской провинции Циркумбореальной флористической области; Б. А. Юрцев (1974) выделяет самостоятельную Охотскую приморскую подпровинцию Северо-Охотской провинции. Эта провинция, отличающаяся большой комплексностью флоры, охватывает горные пространства от верховий Колымы до Охотского побережья и входит в Восточно-Сибирский сектор Бореальной флористической области. А. П. Хохряков (1989) выделяет этот участок побережья в Североохотский округ (интегральный эндем *Saxifraga derbekii*) Охотской подпровинции (Ochotia victoris subprov.), но включает его в Охотско-Камчатскую флористическую провинцию (Miyakea—Ochotia prov.) Бореальной области.

Сравнение семейственных флористических спектров показало, что флора п-ова Кони наиболее близка к флоре Прибрежно-Охотского флористического района, на территории которого находится полуостров (табл. 5). В то же время флора полуострова имеет переходный характер и одинаково тесно связана как с Северо-Восточной Азией (коэффициент ранговой корреляции Кэндела с флорой Магаданской области (включая Чукотский АО) — 0.73, Якутии — 0.70), так и с п-овом Камчаткой (0.69). Переходный характер флоры подчеркивается и соседством дифференциальных видов двух фитохорий (Юрцев, 1974; Тахтаджян, 1978; Хохряков, 1989), на стыке которых находится полуостров. На полуострове представлено 11 дифференциальных видов Охотско-Камчатской провинции (*Poa almasovii, P. platyantha, Cardamine pedata, Draba ussuriensis, Lychnis ajanensis, Ranunculus subcorymbosus, Rhodiola stephanii, Magadania victoris, Astragalus marinus, Oxytropis evenorum, Pedicularis ochotensis*),

ТАБЛИЦА 5

Сравнение флоры п-ва Кони и некоторых других флор

Район	Число видов	Пропорции флоры	Коэффициент Кэнделла для	
			10 ведущих семейств	5 ведущих семейств
П-ов Кони	536	1 : 3.29 : 7.88		
Магаданская обл.	1240	1 : 3.95 : 15.2	0.73	0.81
Прибрежно-Охотский флористический район	698	1 : 2.99 : 9.18	0.83	1.00
Камчатская обл.	1168	1 : 4.34 : 14.15	0.56	0.53
П-ов Камчатка	991	1 : 4.02 : 13.74	0.69	0.80
Западное Приохотье	480	1 : 3.76 : 8.28	0.54	0.60
Якутия	1160	1 : 5.10 : 17.93	0.70	0.80

5 — Северо-восточно-азиатской провинции (*Ermania parryoides, Larix dahurica, Salix khokhrjakovii, Dracocephalum palmatum, Thymus diversifolium*) и 5 узкоэндемичных видов Прибрежно-Охотского флористического района (*Salix magadanensis, Corydalis magadanica, Potentilla rupifraga, Saxifraga derbekii, Taraxacum magadanicum*). Преобладание и большая активность охотско-камчатских эндемиков по сравнению с северо-восточно-азиатскими, ведущее положение бореальных видов при малом количестве гипоарктических свидетельствуют о том, что флора п-ова Кони, имеющая переходный характер, относится к Охотско-Камчатской провинции Бореальной флористической области.

При флористическом районировании Колымского нагорья Хохряковым (1989) обсуждался вопрос о проникновении более северных фитохорий на юг по горным хребтам, а более южных на север по речным долинам, что приводит к островному положению фрагментов одних фитохорий внутри других. Юрцев (1977) также рассматривает субарктические высокогорья как своеобразные придатки Арктики, проникающие в Бореальную область. Прекрасной иллюстрацией этих положений служит флора п-ова Кони, где мы сталкиваемся с ситуацией несовпадения границ фитохорий в зависимости от гипсометрического уровня, а именно с изолятом Северо-восточно-азиатской провинции в высокогорьях п-ова Кони, тогда как весь полуостров принадлежит к Охотско-Камчатской.

В заключение хочу выразить благодарность за постоянное содействие при проведении полевых работ сотрудникам национального предприятия «Калигран», Ольского лесничества Магаданского заповедника и сектора воспроизводства лососевых Магаданского отделения Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанологии. Неоценимую помощь при написании работы и обработке гербарных материалов оказали А. Н. Полежаев, М. Г. Хорева и А. Н. Беркутенко. Особенно полезны были критические замечания А. П. Хохрякова. Выражаю также благодарность за консультации и помощь в определении отдельных сложных видов П. Ю. Жмылеву (*Saxifraga*), А. Е. Кожевникову (*Carex*), В. В. Петровскому (*Caryophyllaceae*), Н. С. Пробатовой (*Poaceae*), А. К. Скворцову (*Salix*), Н. Н. Цвелеву (*Taraxacum*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васьковский А. П. Границы тундровой растительной зоны на северном побережье Охотского моря // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 3. С. 298—300.

Вышин И. Б. Сосудистые растения высокогорий Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1990. 115 с.

Доронина Ю. А. Флора и растительность бассейна реки Уды. Новосибирск, 1973. 150 с.

Егорова Г. Н. Морфолитосистемы и ландшафтная структура бассейна р. Омолон. Владивосток, 1983. 197 с.

Ефремов Д. Ф. Леса Камчатки // Леса Дальнего Востока. М., 1969. С. 210—228.

Кабанов Н. Е. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношениях. М., 1972. 136 с.

Кожевников Ю. П., Хохряков А. П. К флоре полуострова Кони // Флора и растительность Магаданской области. Владивосток. 1976. С. 53—63.

Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581—1588.

Медведев П. М. О пределе леса на северо-восточном побережье Охотского моря // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 2. С. 52—56.

Мочалова О. А. О новом местонахождении (*Picea obovata* (*Pinaceae*) на крайнем Северо-Востоке Азии // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 127—133.

Мочалова О. А., Беркутенко А. Н., Кузнецова М. Г. Сосудистые растения полуострова Кони (северное побережье Охотского моря) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 46—63.

Определитель сосудистых растений Камчатской области. М., 1981. 411 с.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре Колымо-Анадырского водораздела // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1354—1365.

Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М., 1975. 311 с.

Растительность Кроноцкого заповедника (Восточная Камчатка). СПб., 1994. 230 с.

Ребристая О. В. Опыт применения метода конкретных флор в западно-сибирской Арктике (полуостров Ямал) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. 2-го раб. совещ. по сравнительной флористике. Неринга, 1987. Л., 1987. С. 67—90.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1—7. Л.; СПб., 1985—1996.

Стариков Г. Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. 222 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 228 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 195 с.

Харкевич С. С. Происхождение и состав флоры сосудистых растений Камчатской области // История растительного покрова Северной Азии. Новосибирск, 1989. С. 107—117.

Харкевич С. С., Вышин И. Б. Основные вехи становления высокогорной флоры Сихотэ-Алиня // Там же. 1989. С. 5—22.

Хохряков А. П. Реликтовые элементы флоры Колымского нагорья и прилегающей части Охотии в пределах Магаданской области // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1564—1578.

Хохряков А. П. Убежища мезофильных реликтовых элементов флоры на севере Охотского побережья и в бассейне верхнего течения Колымы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 84—97.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 396 с.

Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шемберг М. А. Материалы к характеристике и экологии березы каменной (*Betula ermanii* Cham. s. l.) на территории СССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. науки. 1982. Вып. 3. С. 8—13.

Шлотгауэр С. Д. Флора и растительность Западного Приохотья. М., 1978. 132 с.

Шлотгауэр С. Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М., 1990. 224 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 234 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б. А. О соотношении арктических и высокогорных субарктических флор // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 125—138.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения растений Чукотской тундры. Сообщ. 1, 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122. Вып. 6. С. 74—83.

Юрцев Б. А., Хохряков А. П. Анализ флоры Ольского плато (в связи с историей растительного покрова Колымского нагорья) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 120—134.

Raupp H. M. Some natural floristic areas in Boreal America // Ecol. Monogr. 1974. Vol. 17. P. 221—234.

Tuhkanen S. A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions // Acta Bot. Fennica, 1984. Vol. 127. 50 p.

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
Магадан

Получено 23 VI 1997

SUMMARY

The taxonomic and geographical analyses of flora of Koni peninsula are given. There are 540 species of vascular plants in the peninsula, its flora is one of the richest natural floras in North-East Asia. Some features of the composition of the five local floras are considered. The characteristic feature of vegetation cover and floristic composition is a combination of plants from different floristic regions. There are endemics from Okhotsk-Kamtchatka province (*Saxifraga derbekii, Salix magadanensis, Draba ussuriensis, Magadania victoris*), and from East Siberia (*Dracocephalum palmatum, Thymus diversifolium, Ermania parryoides*). Based on the floristic analysis and the distribution of relic and endemic plants, the flora of the Koni peninsula is referred to as the Okhotsk-Kamchatian floristic Province of the Boreal floristic region.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (268.46)

© Т. А. Михайлова

НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ФОРМИРОВАНИЯ ЛАМИНАРИЕВЫХ ЦЕНОЗОВ В БЕЛОМ МОРЕ

T. A. MIKHAYLOVA. THE INITIAL STAGES OF EXPERIMENTAL FORMING OF *LAMINARIA* COMMUNITIES IN THE WHITE SEA

В период 1994—1996 гг. исследовалось заселение свежего субстрата морскими водорослями в районе Соловецких о-вов в Белом море. Описана сукцессия макроводорослей. Пионерным видом является *Laminaria saccharina*, в течение 2 лет его биомасса резко увеличивается, а плотность поселения резко снижается. Отмечены отличия возрастной и размерной структуры ламинарий развивающихся сообществ от таковых маточного фитоценоза. На новом субстрате отсутствует вид *L. digitata*, являющийся субдоминантом маточного сообщества. Количественный состав сопутствующих ламинариям видов отличается от состава контрольного сообщества. Видовое богатство и видовое разнообразие развивающихся фитоценозов в течение 2 лет остаются низкими. Отмечены черты сходства и различия в развитии фитоценозов на разных глубинах. Формирование естественного ламинариевого сообщества на свежем субстрате через 2 года не завершено.

Ключевые слова: ламинариевые ценозы, дополнительный субстрат, плотность, биомасса, видовой состав.

Изучение процессов формирования и сукцессий морских бентосных сообществ важно в связи с проблемой создания искусственных рифов. Динамика бентосных альгосообществ арктических морей России, и в частности Белого моря, изучена крайне недостаточно. Имеются лишь некоторые сведения по обрастанию судов и пирсов (Ошурков, Оксов, 1983; Ошурков, Серавин, 1983; Ошурков, 1985, 1993; Oshurkov, 1992), а также по динамике зарослей беломорской ламинарии при имитации различных типов промысла (Анцулевич и др., 1990). В настоящей работе анализируются предварительные результаты изучения состава и структуры ламинариевого фитоценоза, формирующегося на новом, искусственно внесенном каменистом субстрате.

Материал и методика

Работы проводили летом в 1994—1996 гг. В августе 1994 г. внесли новый каменистый субстрат на 2 экспериментальных полигона площадью каждый 100 м^2, расположенные на глубинах 1.5—3.0 и 4—6 м в проливе между о-вами Сенные Луды в районе Соловецких о-вов Белого моря.

От открытого моря пролив защищен островами, глубина в проливе 6—8 м. Скорость течений в районе исследования умеренная, не превышает 9—16 см/с, соленость стабильная — 27.5 ‰, максимальная температура воды не превышает 12—14 °С (в зависимости от метеорологических условий года), содержание минеральных форм биогенных элементов редко понижается до нуля, насыщенность водной толщи кислородом в течение весенне-летне-осеннего сезона превышает 100 % (Чугайнова, 1992).

В качестве субстрата использовали камни 15—30 см в диам., взятые из верхнего горизонта литорали. Камни вносили с весельной лодки таким образом, чтобы они покрывали дно в среднем на 40 %. Пробы водорослей отбирали водолазным способом в августе 1995 и 1996 гг. в 3—6-кратной повторности с экспериментальных полигонов и в маточном сообществе (в дальнейшем — контроль). Отбор проб производили с использованием мерных рамок 0.25 и 1 м² или путем подъема отдельных камней, на которых биомасса выросших водорослей была очень высокой. Затем измеряли выступающую площадь камня и биомассы всех проб пересчитывали на 1 м², с учетом процентного покрытия дна камнями. При обработке проб определяли видовой состав водорослей и сырую массу всех видов. У ламинариевых водорослей определяли также возраст, состояние зрелости, длину и массу каждого растения. При описании и сравнении различных фитоценозов использовали такие характеристики, как общая биомасса сообщества, биомасса структурных единиц фитоценозов (ярусов и синузий), биомассы каждого вида, количество видов в фитоценозе, видовое богатство на единицу площади, размерно-возрастные структуры популяций ламинариевых водорослей, плотность их поселения. Для оценки видового разнообразия сообществ использовали индекс видового разнообразия (ИВР) Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1963), вычисляемый по формуле:

$$\text{ИВР} = -\sum_i \frac{m_i}{M} \cdot \log_2\left(\frac{m_i}{M}\right),$$

где m_i — биомасса i-го вида, M — биомасса целого фитоценоза. Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Excel.

Результаты

Характеристика контрольного фитоценоза

Естественные заросли на выбранном участке расположены довольно узкой полосой в прибрежной части островов, занимают глубины от 2 до 6 м и являются маточным сообществом для обоих полигонов. В контрольном фитоценозе насчитывается 51 вид водорослей с общей биомассой 6.5 кг/м². Индекс видового разнообразия (ИВР) составляет величину 2.06, при относительно небольшой биомассе сообщества и высоком видовом богатстве значимость сопутствующих видов возрастает (см. таблицу).

Фитоценоз имеет трехъярусную структуру с хорошо развитой синузией эпифитов. Доминантами первого яруса являются *Laminaria saccharina* и *L. digitata*, второго — многолетние виды *Odonthalia dentata* и *Phycodrys rubens*. Третий ярус составляют корковые кораллиновые и *Hildenbrandtia rubra*. Наличие третьего яруса говорит о зрелости сообщества. В синузию эпифитов входит 37 видов с общей биомассой, превышающей биомассу второго яруса, и доминантами *Palmaria palmata* и молодыми растениями *Laminaria saccharina*.

Из ламинаривых водорослей контрольное сообщество содержит 3 вида: доминант *Laminaria saccharina* (биомасса 2.9 кг/м², плотность поселения 117.3 экз./м²), субдоминант *L. digitata* (2.1 кг/м², 27.0 экз./м²) и сопутствующий вид первого яруса *Alaria esculenta* (0.5 кг/м², 19.3 экз./м²). В популяциях всех ламинариевых водорослей кривые распределения возрастных групп имеют форму, характерную для популяций климаксного сообщества — подавляющее большинство растений относится к молодым возрастным группам (0+ и 1+): *Laminaria saccharina* — 92.8 % (рис. 1), *L. digitata* — 58.5, *Alaria esculenta* — 61.4 %. В размерной структуре популяций каждого из этих видов преобладают растения, не превышающие в длину 50 см: *Laminaria saccharina* — 94.2 %, *L. digitata* — 69.7, *Alaria esculenta* — 79.7 %. Взрослых крупных растений, которые имеют наибольший вес, среди ламинарий мало, чем обусловлены относительно малые значения биомасс промысловых видов в маточном сообществе.

Характеристика новых фитоценозов

Глубина 1.5—3 м. Фитоценоз, сформировавшийся за 1 год на дополнительно внесенном субстрате, включал в себя 8 видов и имел общую биомассу 16.1 кг/м². На 2-й год биомасса увеличилась более чем в 2 раза, а число видов достигло 37. Низкие

Биомасса водорослей в контрольном и развивающихся фитоценозах

Таксоны	Контроль 1996 г. ($n = 3$)		Глубина 1.5—3 м				Глубина 4—6 м			
			1995 г. ($n = 3$)		1996 г. ($n = 5$)		1995 г. ($n = 3$)		1996 г. ($n = 6$)	
	г/м^2	доля, %	г/м^2	доля, %	г/м^2	доля, %	г/м^2	доля, %	г/м^2	доля, %
Chlorophyta										
Cladophora rupestris (L.) Kütz.	+				+		0.3 ±0.1	+		
Chaetomorpha melagonium (Web. et Mohr) Kütz.	+									
Ulothrix pseudoflacca Wille	+									
Acrosiphonia sp. sp.	1.3 ±1.0	+	+		+		0.1 ±0.1	+	2.6 ±2.6	+
Spongomorpha aeruginosa (L.) Hoek	+				+				+	
Monostroma grevillei (Thur.) Wittr.	+									
Enteromorpha intestinalis (L.) Link	+									
E. prolifera (Müll.) J. Ag.	+				+				+	
Ulvaria obscura (Kütz.) Gayral	0.2 ±0.2	+	23.3 ±23.1	0.1	1.4 ±0.9	+	0.3 ±0.1	+	+	
Phaeophyta										
Ectocarpus sp. sp. + *Pilayella* sp. sp.	53.9 ±21.1	0.8			28.4 ±28.4	0.1			105.7 ±54.0	0.5
Вид 1 (*Ectocarpales* Oltm.)	+				+					
Вид 2 (*Ectocarpales* Oltm.)	+									
Chordaria flagelliformis (Müll.) C. Ag.	4.5 ±4.5	0.1							2.6 ±2.6	+
Haplospora globosa Kjellm.									+	
Sphacelaria plumosa Lyngb.	5.7 ±5.2	0.1			+				+	
Scytosiphon lomentaria (Lyngb.) Link					+				+	
Petalonia fascia (Müll.) Kuntze	+									
Stictyosiphon tortilis (Rupr.) Reinke	0.2 ±0.2	+	+		+				2.9 ±2.8	+
Dictyosiphon chordaria Aresch.	0.9 ±0.9	+							0.4 ±0.4	+
Desmarestia aculeata (L.) Lamour.	412.2 ±284.3	6.3	+		3.4 ±2.1	+	0.1 ±0.1	+	188.8 ±141.0	0.9
D. viridis (Müll.) Lamour.	+									

Продолжение таблицы

Таксоны	Контроль 1996 г. ($n = 3$)			Глубина 1.5—3 м						Глубина 4—6 м					
				1995 г. ($n = 3$)			1996 г. ($n = 5$)			1995 г. ($n = 3$)			1996 г. ($n = 6$)		
	г/м^2		доля, %	г/м^2		доля, %	г/м^2		доля, %	г/м^2		доля, %	г/м^2		доля, %
Saccorhiza dermatodea (De la Pyl.) J. Ag.	+			254.6	±254.6	1.6				761.5	±437.4	12.3			
Chorda filum (L.) Lamour.										0.1	±0.1	+			
C. tomentosa Lyngb.	10.3	±10.3	0.2												
Laminaria digitata (Huds.) Lamour.	2123.5	±1220.1	32.7												
L. saccharina (L.) Lamour.	2874.2	±2518.5	44.2	15813.4	±6389.2	98.4	44187.4	±14664.7	99.5	5170.6	±1589.9	83.3	20298.2	±5787.5	97.8
Alaria esculenta (L.) Grev.	526.5	±524.8	8.1				145.6	±145.6	0.3	277.9	±277.7	4.5	130.7	±98.8	0.6
Fucus sp. sp.	2.7	±2.7	+				8.1	±8.1	+				+		
Rhodophyta															
Porphyra abyssicola Kjellm.	+														
Audouinella efflorescens (J. Ag.) Papenf.	+														
Hildenbrandtia rubra (Sommerf.) Menegh.	+												+		
Corallinaceae Lamour.	+														
Corallina officinalis L.	+														
Euthora cristata (L.) J. Ag.	3.2	±3.2	+												
Cystoclonium purpureum (Huds.) Batt.	+						+						+		
Fimbrifolium dichotomum (Lepech.) Hanson	1.5	±1.5	+				+						+		
Phyllophora truncata (Pall.) A. Zin.	2.7	±2.7	+										+		
Ahnfeltia plicata (Huds.) Fries													+		
Palmaria palmata (L.) Kuntze	386.7	±385.2	6.0				+								
Ceramium circinatum (Kütz.) J. Ag.	2.9	±2.7	+	+			+						0.3	±0.3	+

Продолжение таблицы

Таксоны	Контроль 1996 г. ($n = 3$)		Глубина 1.5—3 м				Глубина 4—6 м			
			1995 г. ($n = 3$)		1996 г. ($n = 5$)		1995 г. ($n = 3$)		1996 г. ($n = 6$)	
	г/м^2	доля, %	г/м^2	доля, %	г/м^2	доля, %	г/м^2	доля, %	г/м^2	доля, %
Ptilota plumosa (L.) Ag.	4.2 ±2.1	0.1			3.7 ±3.7	+			+	
Pantoneura Baerii (Post. et Rupr.) Kyl.	+				+				+	
Phycodrys rubens (L.) Batt.	16.4 ±15.0	0.3			+				+	
Polysiphonia arctica J. Ag. + *P. urceolata* (Lightf.) Grev.	5.7 ±2.8	0.1	+		6.4 ±6.4	+	0.3 ±0.1	+	21.8 ±17.4	0.1
P. nigrescens (Smith) Grev.	+				3.7 ±3.6	+				
Rhodomela confervoides (Huds.) Silva	3.6 ±3.6	0.1			+		0.1 ±0.1	+	0.4 ±0.4	+
Odonthalia dentata (L.) Lyngb.	40.5 ±15.6	0.6			+				+	
Биомасса фитоценоза	6496.6 ±3555.7		16068.0 ±6606.8		44388.1 ±14640.6		6209.8 ±1766.0		20754.5 ±5933.4	
Видовое богатство	32.0 ±5.1		4.0 ±1.0		11.0 ±3.9		6.0 ±0.6		11.8 ±2.2	
ИВР	1.65 ±0.16		0.07 ±0.07		0.25 ±0.19		0.68 ±0.10		0.16 ±0.05	
Общее число видов*	51		8		37		10		34	

Примечание. *n* — число проб; биомасса фитоценоза, видовое богатство и ИВР вычисляются как среднее от значений фитомассы, числа видов и ИВР всех проб.
* — общее количество видов включает также виды (один или более), входящие в более высокие таксоны и группы видов (*Acrosiphonia* sp. sp. или *Ectocarpus* sp. sp. + *Pilayella* sp. sp. и т. д.).

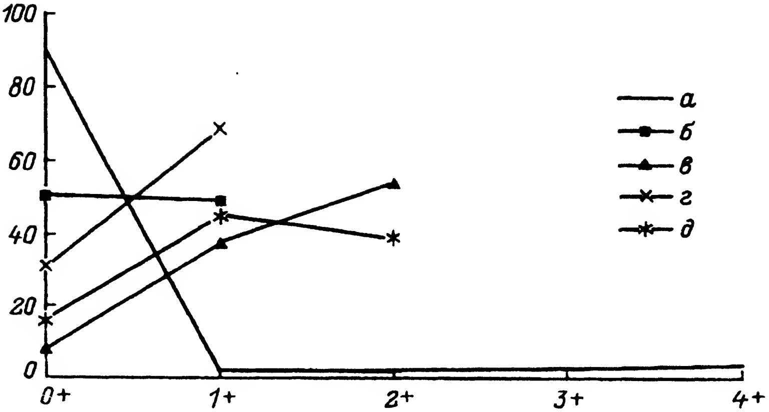


Рис.1 Возрастная структура популяций *Laminaria saccharina* маточного и новых сообществ.

а — маточное сообщество; *б* — гл. 1.5—3.0 м, 1-й год; *в* — то же, 2-й год; *г* — гл. 4—6 м, 1-й год; *д* — то же, 2-й год. По оси абсцисс — возрастные группы; по оси ординат — доля от общего количества растений в популяции, %.

значения ИВР и на 1-й и на 2-й годы говорят о монодоминантности развивающегося сообщества (см. таблицу).

Структура нового сообщества значительно отличается от маточного. Однолетнее сообщество имеет двухъярусную структуру с полным отсутствием эпифитов. Доминант первого яруса и всего сообщества — *Laminaria saccharina*. Во втором ярусе доминирует зеленая однолетняя водоросль *Ulvaria obscura*. На 2-й год сообщество остается двухъярусным, во втором ярусе доминантами становятся бурые нитчатые водоросли из родов *Ectocarpus* и *Pilayella*. Растения практически свободны от эпифитов: 2 вида, составляющие синузию эпифитов, имеют ничтожно малую биомассу.

В первый год формирования в сообществе развиваются 2 вида ламинариевых: *Laminaria saccharina* (доминант) и *Saccorhiza dermatodea* (сопутствующий вид первого яруса) (см. таблицу). Значительная биомасса ламинариевых, особенно *Laminaria saccharina*, обусловлена высокой плотностью поселения: *L. saccharina* — 3897.1 экз./м^2, *Saccorhiza dermatodea* — 1388.9 экз./м^2, при этом все растения не превышали в длину 50 см. Для возрастной структуры популяции *Saccorhiza dermatodea* в 1-й год характерно наличие одной возрастной группы — 0 +, а популяции *Laminaria saccharina* — двух групп: 0 + — 50.7 % и 1 + — 49.3 % (рис. 1). Наличие растений возраста 1 + в фитоценозе 1-го года формирования объясняется следующим. Возраст ламинарий определяется по количеству колец на поперечном срезе стволика вблизи ризоидов. Такие кольца называются годичными, они образуются в результате зимней приостановки роста. *L. saccharina* в Белом море имеет два пика размножения: весенний и более высокий осенний. Каменистый субстрат на полигоны был внесен в августе, и наибольшая его часть была заселена во время осеннего пика размножения. Появившиеся проростки претерпели зимнюю приостановку роста и к следующему сезону вегетации имели одно годичное кольцо. Оставшаяся свободной часть субстрата была заселена в весенний пик размножения. Эти растения условиями сезона после прорастания активно росли до середины лета и к моменту отбора проб не имели годичных колец. Таким образом, несмотря на значительную биомассу, популяции ламинариевых водорослей содержат молодые растения небольших размеров, заселившие с высокой плотностью новый субстрат.

Во 2-й год однолетний вид *Saccorhiza dermatodea* вытесняется из фитоценоза. Его место занимает многолетний вид *Alaria esculenta*. Доминирует по-прежнему вид *Laminaria saccharina*, его биомасса возрастает почти в 3 раза — 44.2 кг/м^2 (см. таблицу). В то же время плотность поселения снижается на порядок — 388.0 экз./м^2 (рис. 2). *Alaria esculenta* является сопутствующим видом первого яруса и имеет

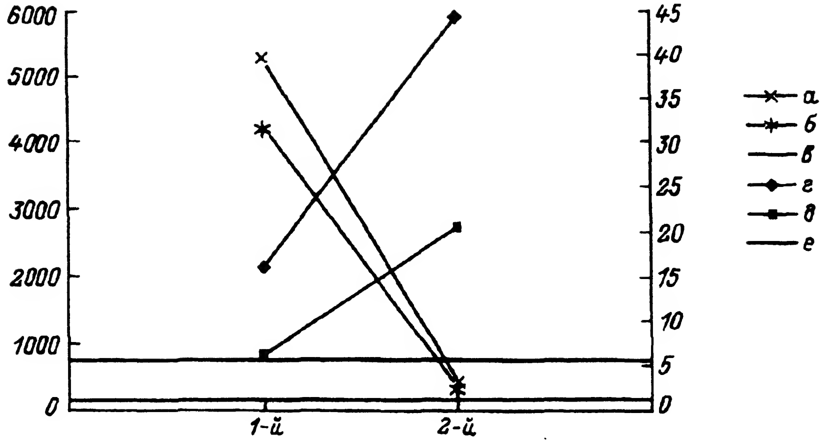


Рис. 2. Плотность поселения и биомасса ламинарий в маточном и новых сообществах.

а—в — плотность поселения: *а* — гл. 1.5—3 м, *б* — гл. 4—6 м, *в* — контроль; *г—е* — биомасса: *г* — гл. 1.5—3 м, *д* — гл. 4—6 м, *е* — контроль. По оси абсцисс — год развития; по осям ординат: слева — плотность поселения, экз./м^2; справа — биомасса, кг/м^2.

невысокие биомассу (0.1 кг/м^2) и плотность (25.0 экз./м^2). Все растения аларии имеют возраст 1 + и не превышают в длину 50 см. Таким образом, функциональная роль этого вида в фитоценозе невелика. Популяция *Laminaria saccharina* содержит много растений, превышающих 1 м в длину (41.9 %), 11.3 % растений имеют размеры более 2 м. В возрастной структуре популяции *L. saccharina* незначительно количество растений возрастной группы 0 +, преобладают растения более старших возрастных групп — 1 + и 2 + (рис. 1), при этом 3.8 % растений ценопопуляции имеют развитые спороносные пятна.

Таким образом, на глубине 1.5—3.0 м на внесенном субстрате через 2 года сформировались густые заросли водорослей с преобладанием вида *Laminaria saccharina*, имеющего высокие биомассу и плотность поселения.

Глубина 4—6 м. Фитоценоз, сформировавшийся за 1 год, включал 10 видов водорослей и имел общую биомассу 6.2 кг/м^2. На 2-й год биомасса увеличивается более чем в 3 раза — 20.8 кг/м^2, а число видов возрастает до 34. ИВР снижается с 0.68 в 1-й год до 0.16 во 2-й год в результате сильного увеличения обилия доминанта и снижения массовой доли сопутствующих видов, несмотря на увеличение видового богатства (см. таблицу).

Структура нового сообщества на глубине 4—6 м также имеет значительные отличия от структуры фитоценозов в маточных зарослях. Однолетний фитоценоз имеет двухъярусную структуру, с полным отсутствием синузии эпифитов. В первом ярусе доминирует *Laminaria saccharina*, во втором — *Ulvaria obscura*. На 2-й год в сообществе появляются еще слабо развитые третий ярус и синузия эпифитов. Доминантом первого яруса остается *Laminaria saccharina*, во втором доминируют бурые нитчатые водоросли из родов *Ectocarpus* и *Pilayella*. В третьем ярусе появляются в виде небольших пятнышек (около 1 см в диам.) корки *Hildenbrandtia rubra*. В целом растения в фитоценозе практически свободны от эпифитов: 2 вида, составляющие синузию эпифитов, имеют ничтожно малую биомассу.

В 1-й год новое сообщество содержит 3 вида ламинариевых: доминирующий *Laminaria saccharina* и сопутствующие *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea* (см. таблицу). Растения всех 3 видов не превышают в длину 50 см. Общая биомасса ламинариевых (6.2 кг/м^2) сопоставима с таковой в естественном фитоценозе, однако обусловлена высокой плотностью поселения растений (4192.4 экз./м^2), быстро заселивших новый субстрат. Возрастная структура *Laminaria saccharina* включает в себя растения двух возрастных групп — 0 + и 1 +, с преобладанием последней (69.0 %)

(рис. 1). Популяции *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea* состоят из растений одной возрастной группы — 1 + и 0 + соответственно.

Во 2-й год из сообщества вытесняется однолетний вид *Saccorhiza dermatodea*. Доминирует по-прежнему *Laminaria saccharina*. Биомасса этого вида возрастает в 4 раза (20.3 кг/м^2), а плотность поселения снижается в 5 раз (306.6 экз./м^2) (рис. 2). Биомасса *Alaria esculenta* снижается в 2 раза (0.1 кг/м^2), вместе с тем в 6 раз снижается плотность ее поселения (21.46 экз./м^2). Растения *A. esculenta* имеют небольшие размеры, не более 1 м дл.; среди *Laminaria saccharina* 37.6 % растений имеют длину более 1 м, при этом некоторые достигают 3 м дл. В возрастной структуре популяции *L. saccharina* присутствуют 3 возрастные группы. На долю сеголетних растений (возраст 0 +) приходится лишь 13.68 % от общего числа особей, поскольку наибольшая часть субстрата занята старшими растениями, ранее заселившими свободное пространство (рис. 1). На 2-й год становления в популяции уже имеется 5.7 % спороносных растений. Такая возрастная структура говорит о том, что ценопопуляция еще находится в процессе развития. В популяции *Alaria esculenta* присутствуют только 2 возрастные группы (1 + и 2 +) и еще не появились зрелые растения.

Таким образом, за 2 года на глубине 4—6 м сформировались заросли с преобладанием промыслового вида *Laminaria saccharina*, имеющего биомассу, превышающую биомассу этого вида в естественных зарослях Белого моря на таких же глубинах.

Обсуждение

В процессе формирования сообщества на разных глубинах сходным образом происходит обогащение видами и быстрое нарастание общей биомассы (рис. 3, *1, 2*). Видовое разнообразие новых сообществ невелико, а на глубине 4—6 м даже снижается за счет интенсивного увеличения биомассы доминирующего вида (рис. 3, *3*). Структура сообществ постепенно усложняется, появляются новые ярусы и синузии, т. е. идет постепенное заполнение экологических ниш. Первопоселенцем в обоих горизонтах является доминирующий в окружающих естественных зарослях вид *Laminaria saccharina*. В процессе развития его биомасса значительно возрастает, а плотность поселения столь же значительно снижается (рис. 2). На 2-й год вытесняется однолетний вид *Saccorhiza dermatodea* (см. таблицу). Сходным образом в сообществах происходит становление возрастной структуры ламинариевых водорослей *Laminaria saccharina* и *Alaria esculenta* (рис. 1). Между растениями, первыми заселившими субстрат, происходит сильная как внутривидовая, так и межвидовая конкуренция за свет, питательные вещества и пространство. Особи многолетних видов, первыми с высокой плотностью появившиеся на внесенных камнях, преодолевая эту конкурентную борьбу, продолжают расти и на 2-й год, сдерживая дальнейшее поселения молодых растений.

Существуют, однако, и различия при формировании сообществ ламинариевых на разных глубинах. И на 1-й, и на 2-й годы биомасса ламинариевых водорослей на глубинах до 3 м в 2—3 раза превышает таковую на глубине 4—6 м; плотность поселения ламинариевых в верхнем горизонте также превышает таковую на глубине 4—6 м, особенно в 1-й год формирования (рис. 2). Эти различия объясняются наиболее благоприятными условиями жизни в верхнем горизонте сублиторали и соответственно более быстрыми темпами роста ламинарий. Однако в связи с этим в верхнем горизонте происходит более сильная внутривидовая конкуренция. Так, уровень смертности *Laminaria saccharina* здесь составил 3.6 тыс. экз. в год на 1 м^2, в то время как на глубине 4—6 м смертность была в 2 раза ниже (1.4 тыс. экз./(год · м^2)). Отмечены также и другие различия. Например, *Alaria esculenta* в верхнем горизонте появляется только на 2-й год. Вероятно, этот вид более тенелюбивый и смог появиться в сообществе только после формирования мощного полога, образуемого крупными растениями *Laminaria saccharina*.

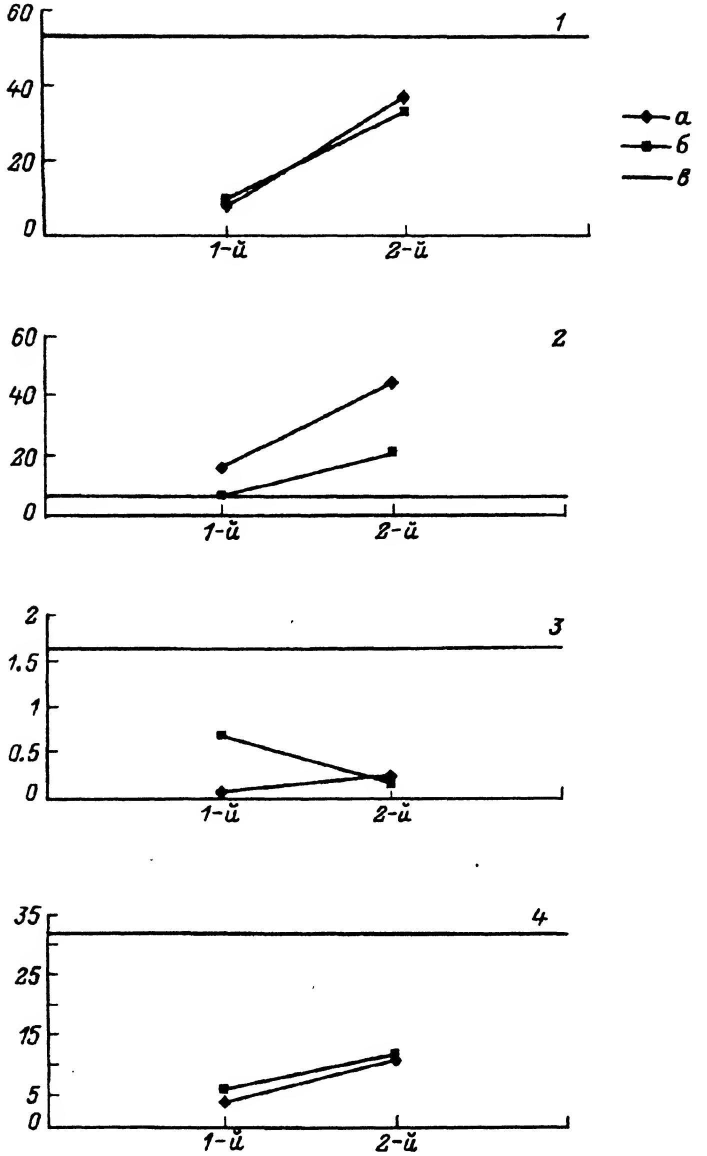


Рис. 3. Основные характеристики маточного и новых сообществ.

а — гл. 1.5—3.0 м, *б* — гл. 4—6 м, *в* — контроль. По осям ординат: *1* — общее число видов; *2* — фитомасса сообщества, кг/м^2; *3* — индекс видового разнообразия (ИВР); *4* — видовое богатство на единицу площади, число видов/м^2. По осям абсцисс — год развития.

При сопоставлении идентичных характеристик маточного сообщества и двух новых легко обнаруживаются значительные различия. Так, контрольное сообщество содержит большее количество видов как в целом, так и на единицу площади (рис. 3, *1*, *4*). Этот фитоценоз более разнообразен по обилию входящих в него видов (рис. 3, *3*), в нем хорошо развита ярусность (что говорит о более полном заселении различных экологических ниш), имеется субдоминант *Laminaria digitata*, в то время как новые сообщества монодоминантны (см. таблицу). Возрастная структура популяций ламинариевых характеризует их как зрелые и стабильные (рис. 1). В маточном сообществе значительно ниже такие величины, как биомасса (рис. 2, 3, *2*) и плотность поселения

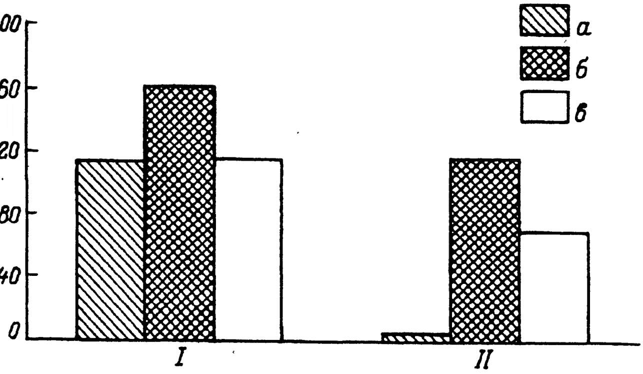


Рис. 4. Размерная структура популяции *Laminaria saccharina* маточного и новых сообществ на 2-й год развития.

а — контроль, *б* — гл. 1.5—3.0 м, *в* — гл. 4—6 м. По оси абсцисс — размерные группы: *I* — до 1 м дл., *II* — 1—3 м дл.; по оси ординат — плотность поселения, экз./м^2.

водорослей. Если в контрольном сообществе крупные экземпляры *Laminaria saccharina* (более 1 м дл.) растут с плотностью 4.2 экз./м^2, то в новых сообществах 2-го года развития на одном квадратном метре растет около 70 таких же растений на глубине 4—6 м и более 100 — на глубине 1.5—3.0 м (рис. 4).

Полученные результаты позволяют описать начальные этапы сукцессии макроводорослей на свежем субстрате в Белом море. Пионерным видом, колонизирующим свободный субстрат, является *Laminaria saccharina* благодаря быстрым темпам роста и связанной с этим высокой конкурентоспособностью. При высокой плотности значительная смертность является характерным проявлением внутривидовой конкуренции. По мнению многих исследователей, этот фактор оказывается наиболее важным в отсутствие выедания и при слабом волнении. Отрицательное влияние полога на ювенильные растения было показано для многих видов бурых водорослей, в том числе и для *Laminaria* (Velimirov, Griffiths, 1979). В нашем материале снижение доли молодых растений (возраст 0 +) в популяции *L. saccharina* на 2-й год развития обусловлено как отрицательным влиянием сформировавшегося полога, так и отсутствием свободного субстрата, уже заселенного предшественниками.

Характерным моментом является отсутствие в новых сообществах *L. digitata*, являющегося субдоминантом маточного сообщества. В экологических исследованиях этого вида A. Chapman (1984) и B. Smith (1986) не обнаружили отрицательного взаимодействия между взрослыми и ювенильными растениями. Следовательно, в нашем случае свободный субстрат в отсутствие полога сразу заселяется светолюбивым быстрорастущим видом *L. saccharina*. Вероятно, появления *L. digitata* в сообществе следует ожидать на более поздних стадиях развития фитоценоза.

Помимо ламинариевых водорослей сообщества 1-го года формирования содержат еще несколько видов, в основном однолетних, представленных в очень малых количествах. Многолетние виды появляются на 2-й год и также имеют малые значения биомассы. Поскольку сбор материала проводился в наиболее благоприятное для развития многих водорослей время, среди видов, сопутствующих ламинариям, преобладают сезонные: в 1-й год — *Ulvaria obscura*, во 2-й — виды родов *Ectocarpus* и *Pilayella*. За 2-летний период развития фитоценоза на свежем субстрате обилие видов, сопутствующих ламинариям, не соответствует данной величине, характеризующей естественные сообщества *Laminaria saccharina*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анцулевич А. Е., Погребов В. Б., Самсонов Н. И. Сукцессия сообщества ламинарии на экспериментально расчищенных участках дна верхней сублиторали Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. IV Регион. конф. Архангельск, 1990. С. 134—135.

Ошурков В. В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л., 1985. С. 44—59.

Ошурков В. В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. СПб, 1993. 44 с.

Ошурков В. В., Оксов И. В. Оседание личинок обрастателей в Кандалакшском заливе Белого моря // Биология моря. 1983. № 3. С. 25—32.

Ошурков В. В., Серавин Л. Н. Формирование сообществ обрастания в губе Чупа (Белое море) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1983. № 3. С. 37—46.

Чугайнова В. А. Гидрологическая и гидрохимическая оценка северных районов Онежского залива, перспективных для размещения марихозяйств // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. V Регион. конф. Петрозаводск, 1992. С. 86—88.

Chapman A. R. O. Reproduction, recruitment and mortality in two species of *Laminaria* in Southwest Nova Scotia // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 78. P. 99—109.

Oshurkov V. V. Succession and climax in some fouling communities // Biofouling 1992. Vol. 6. P. 1—12.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Illinois, Urbana, 1963. 360 p.

Smith B. D. Implications of population dynamics and interspecific competition for harvest management of the seaweed *Laminaria* // Mar. Ecol. Prog. Ser., 1986. Vol. 33. P. 7—18.

Velimirov B., Griffiths C. L. Wave-induced kelp movement and its importance for community structure // Bot. Mar. 1979. Vol. 22. P. 169—172.

Северное отделение Полярного
научно-исследовательского института
морского рыбного хозяйства и океанографии
им. Н. М. Книповича
Архангельск

Получено 13 V 1997

SUMMARY

The colonization on new substrata by seaweeds during 1994—1996 near Solovki Islands in the White Sea was investigated. The stony substrata (natural boulders with the diametre of 15—30 cm) are put on the experimental areas (100 m^2) at the depths of 1.5—3 m and 4—6 m. The succession of macroalgae was described. *Laminaria saccharina* is a pioneering species, its biomass greatly increases and its density sharply decreases during two years. The age and size structures of *Laminaria* populations of developing communities are distinct from these of the parent community. *Laminaria digitata* is a subdominant in natural stand, byt is absent on fresh substrata. The quantitative composition of the species accompanying *Laminaria* differs from that in natural communities. The species richness and species diversity in developing communities are low during two years. The similar and distinct features in the development of *Laminaria* community in different depths are found. The process of formation of natural *Laminaria* community on fresh substrata has not been completed.

УДК 633.171 : 631.527.5 + 581.3 : 582.542.1

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 3

© А. С. Кашин, М. К. Костючкова, И. В. Калинина, Е. А. Блюднева

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ *PANICUM MILIACEUM* × *P. COLORATUM* (*POACEAE*)

A. S. KASHIN, M. K. KOSTJUTSHKOVA, I. V. KALININA, E. A. BLYUDNEVA. EMBRYOLOGYCAL RESEARCH OF INTERSPECIFIC HYBRIDS OF *PANICUM MILIACEUM* × *P. COLORATUM* (*POACEAE*)

Исследовано развитие гибридных зародышей *Panicum miliaceum* × *P. coloratum*. Установлена возможность доращивания незрелых гибридных зародышей в культуре in vitro при эксплантации их на 8—10-е сут после опыления. Полученные гибридные растения не раскрывают цветковые чешуи в период цветения. Выявлено, что обработка соцветий водными растворами НУК и ГК способствует раскрытию чешуй. У полученных межвидовых гибридов пыльца была почти стерильной. Выделены линии с 10—15 % фертильной пыльцы.

Ключевые слова: эмбриогенез, гибридные зародыши, развитие, эндосперм, *Panicum miliaceum* × *P. coloratum*.

Интрогрессия генов через отдаленную гибридизацию сталкивается с рядом трудностей, в числе которых прогамная и постгамная несовместимость, стерильность, генетическая нестабильность гибридного потомства и т. п. Это существенно ограничивает круг видов, вовлекаемых в отдаленную гибридизацию. Даже у злаков в основном работы по интрогрессии генов через отдаленную гибридизацию по-прежнему ведутся лишь с привлечением сородичей *Triticum, Secale, Hordeum* (Лукьянюк и др., 1981; Отдаленная..., 1983; Шумный и др., 1985; Biodiversity..., 1993; Jiang et al, 1994). Для гибридизации с целью получения гаплоидов за счет элиминации одного из геномов также используют в основном виды этих родов (Laurie, Bennett, 1988; Chen et al, 1991; Солнцева и др., 1992; Zhang et al., 1996). Несравнимо более редко работы по отдаленной гибридизации злаков ведутся на других объектах, например на представителях трибы *Panicoideae*. В пределах последней они затрагивают в основном лишь некоторые виды родов *Pennisetum* (Bernard, Sewell, 1985; Dujardin, Hanna, 1984, 1988; Hanna 1990) и *Paspalum* (Quarin, Burson, 1983).

У проса посевного *Panicum miliaceum* L. серьезного изучения возможностей отдаленной гибридизации, вероятно, до настоящего времени не предпринималось, хотя насущная потребность в этом имеется. Межвидовые гибриды проса с *P. coloratum* L., например, могут быть использованы в качестве доноров для интрогрессии генов засухоустойчивости. Растения *P. coloratum* отличаются способностью давать придаточные корни из первого надземного узла и высокой устойчивостью к дефициту влаги в почве.

В литературе встречаются лишь сведения о неудачах в работе с получением межвидовых гибридов *P. miliaceum*, например от скрещивания с *P. miliare* L. и *P. sumatrense* Roth ex Roem. et Schult. (Яшовский, 1987). Наши попытки получить отдаленные гибриды с *P. miliare*, *P. coloratum*, *P. laevifolium* Hack. и *P. virgatum* L. на первом этапе были также безуспешны, хотя сильное разрастание завязей после опыления чужеродной пыльцой свидетельствовало в пользу того, что при гибридизации имела место несовместимость не прогамного, а постгамного типа. В этой связи было интересно исследовать судьбу гибридных зародышей посредством методов цитоэмбриологии и выявить критические этапы их развития с целью последующего преодоления нескрещиваемости с использованием известной техники культивирования in vitro. Данная работа представляет собой изложение результатов такого цитоэмбриологического контроля развития гибридных зародышей *P. miliaceum* × *P. coloratum*, а также результатов изучения состояния мужской генеративной сферы полученных отдаленных гибридов данной комбинации.

Материал и методика

В качестве материнской формы использовали *P. miliaceum* сортов селекции НИИСХ Юго-Востока, в качестве отцовской — *P. coloratum*. И отцовские, и материнские родители имели равное число хромосом (2n = 36). Цветки *P. miliaceum* кастрировали по методике В. А. Ильина (1991) и изолировали пергаментными изоляторами. В день кастрации соцветия опыляли пыльцой *P. coloratum* с доопылением на следующий день.

Для цитоэмбриологических исследований темпорально фиксировали завязи через 2, 4, 6, 8, 10, 12 сут после опыления. Контролем к опыту служили самоопыленные завязи *P. miliaceum* тех же сортов. Завязи фиксировали в фиксаторе Чемберлена (Паушева, 1980). Временные цитоэбриологические препараты семяпочек готовили либо с использованием просветляющей жидкости с последующим изучением их под фазово-контрастным микроскопом (Herr, 1971), либо по методикам вычленения генеративных структур микропрепаровальными иглами (Куприянов, 1982; Лиманская, Чеснокова, 1989). В последнем случае материал окрашивали в 2 %-ном ацетокармине с предварительным протравливанием 4 %-ными железо-аммонийными квасцами. В части случаев использовали методику приготовления постоянных препаратов путем микротомирования. Препараты окрашивали ацетогематоксилином с подкрашиванием алциановым синим (Камелина и др., 1991).

Для доращивания in vitro незрелые зародыши в асептических условиях на 7—11-е сут после опыления эксплантировали на питательные среды. Было апробировано 5 вариантов модификаций среды MS (Murashige, Scoog, 1962). Доращивали на свету интенсивностью 1500 люкс при температуре 20 ± 2 °С. По достижении стадии 3 листьев и после формирования развитой корневой системы регенеранты переносили в пробирки с водой, затем через 3—5 сут высаживали в теплице по 1 растению на сосуд.

Фертильность пыльцы у отдаленных гибридов определяли на временных препаратах с подкрашиванием иодным раствором (Паушева, 1980). На один препарат помещали пыльцу из цветков 2—5 метелок с разных побегов растения. На препарате анализировали около 200 пыльцевых зерен.

В экспериментах по принудительному раскрытию цветковых чешуй в цветках межвидовых гибридов использовали водные растворы нафтилуксусной кислоты (НУК) (в концентрации 0.1 мг/л), гибберелловой кислоты (ГК) (0.1, 0.5, 1.0, 5.0 мг/л) и пролина (500 мг/л). Обработку водными растворами этих веществ проводили 2 раза в сутки в течение 3 дней.

Результаты исследования

Цитоэмбриологическое исследование завязей *P. miliaceum*, опыленных пыльцой *P. coloratum*, показало, что в 1/3 случаев происходило двойное оплодотворение. Однако в развитии зародыша и эндосперма при этом имели место значительные отклонения от нормального течения эмбрио- и эндоспермогенеза.

У *P. miliaceum* нормальный эмбрио- и эндоспермогенез протекают, как известно, в соответствии с закономерностями, характерными для *Poaceae* (Филатова, 1977; Чеботарь, 1987). Сопоставление морфологических картин и динамики развития зародыша и эндосперма у гибридов и в контроле с самоопылением свидетельствует о том, что через 2 сут после опыления они были фактически неразличимы. В том и другом случае зародыш представлял собой глобулярную структуру, состоящую примерно из 100 клеток. Эндосперм при этом превосходил размер центральной клетки зрелого зародышевого мешка в 2—3 раза (табл. I, *В*). Однако уже к 4-м сут после опыления наблюдались существенные различия в темпах и характере развития зародыша и эндосперма. В самоопыленных завязях зародыш к этому времени уже приступал к дифференциации. Имелась явно выраженная точка роста. Эндосперм превосходил зародыш в размерах в 10—15 раз при измерении вдоль продольной оси. Гибридный же зародыш к этому времени чаще всего не проявлял признаков дифференциации, представлял собой глобулярную структуру. А гибридный эндосперм, как правило, был представлен гипертрофированными ценоцитными клетками, каждая из которых содержала до 100 ядер. Линейный размер эндосперма зачастую лишь в 2—3 раза превосходил размер зародыша. Зародыш при этом не был полностью погружен в ткань эндосперма (табл. I, *а, б*). Отставание могло быть еще большим, как это представлено в табл. I, *г, д*. К 6—8-м сут после опыления это отставание темпов развития зародыша и эндосперма гибридных и самоопыленных форм увеличивалось (табл. II, *а—г*).

Соотношение размеров зародыша и эндосперма в гибридных завязях через 8 сут после опыления

Отношение зародыш-эндосперм	Число завязей, шт.	Доля от числа изученных, %
7.52 : 1.0 = 7.520	6	0.80
2.55 : 1.0 = 2.550	194	26.00
1 : 2.5 = 0.408	372	49.87
1 : 7.5 = 0.134	84	11.26
1 : 12.5 = 0.080	47	6.30
1 : 17.5 = 0.057	17	2.28
1 : 22.5 = 0.044	17	2.28
1 : 27.5 = 0.036	9	1.21
Итого	746	100

Интересно, что при одном и том же сроке после опыления гибридные зародыши и эндоспермы значительно варьировали по размерам и форме. Так, при контроле через 8 сут после опыления в завязях с гибридными зародышами соотношение размеров зародыша и эндосперма при измерении вдоль продольной оси варьировало от 7.5/1 до 1/30, причем средняя величина этого соотношения была близка к 1/1.5 (см. таблицу; рис. 1). В то же время через 8 сут после самоопыления в завязях *P. miliaceum* соотношения размеров зародыша и эндосперма варьировало лишь в интервале от 1/2 до 1/3 при среднем соотношении 1/2.5. Фактические же размеры негибридного зародыша превосходили гибридный в 2.5—3.0 раза, а эндосперма — в 5.9—6.6 раз. При этом гибридные зародыши одного возраста находились на различной стадии ранней дифференциации либо проявляли признаки дегенерации.

К 11-м сут после опыления, когда зародыш и эндосперм в самоопыленных завязях фактически сформированы, в завязях, опыленных пыльцой *P. coloratum*, зачастую имел место зародыш, по стадии развития соответствующий 4-суточному нормально развивающемуся зародышу *P. miliaceum*, а эндосперм не превосходил в размерах 4-суточный гибридный эндосперм и состоял преимущественно из крупных слабоассоциированных клеток (табл. II, *д*).

Как показано на рис. 2, гибридный зародыш интенсивно увеличивался в размерах лишь от 2-х до 6-х сут после опыления, удлиняясь вдоль продольной оси за это время в среднем в 5 раз. В последующем же он фактически не увеличивался в размерах, в то время как зародыш *P. miliaceum* после самоопыления продолжал интенсивно расти и после 6-х сут. К 6—7-м сут после опыления гибридный зародыш проявлял слабые признаки дифференциации, но в последующем останавливался в развитии. Характерно, что гибридный эндосперм увеличивался в размерах только до 4-х сут после опыления, отставая значительно в темпах развития, а начиная с 4-х сут фактически не изменялся в размерах (рис. 2). К 11-м сут после опыления гибридный эндосперм начинал дегенерировать.

Подобный характер аномалий в развитии зародыша и эндосперма часто отмечается в работах по отдаленной гибридизации у цветковых растений в целом и у злаков в частности. При этом обнаруживается, что остановка в развитии и последующая гибель гибридных зародышей в нативных условиях преимущественно происходит именно на стадии глобулярного зародыша или начальной морфологической дифференциации. В качестве основных причин их гибели указывают гибридную природу ядер зародыша. Как полагают, она обусловлена несовместимостью геномов скрещиваемых видов в процессе репликации их хромосом и нарушением ядерно-цитоплазматического взаимодействия. Аномально развивающийся эндосперм и материнские

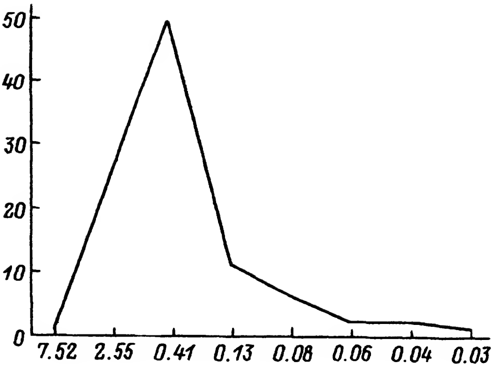


Рис. 1. Соотношение размеров зародыша и эндосперма гибридов *Panicum miliaceum* × *P. coloratum* через 8 сут после чужеродного опыления.

По оси абсцисс — отношение длины зародыша к длине эндосперма; по оси ординат — частота встречаемости, %.

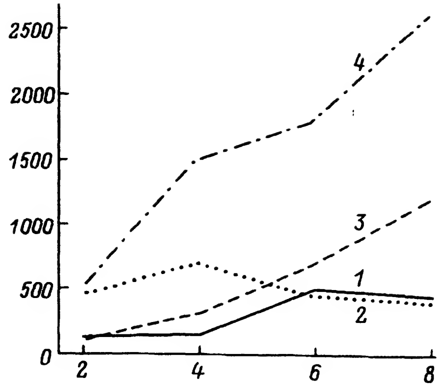


Рис. 2. Динамика роста зародыша и эндосперма *Panicum miliaceum* и гибридов *P. miliaceum* × *P. coloratum*.

1 — зародыш *P. miliaceum* после самоопыления, *2* — гибридный зародыш, *3* — эндосперм *P. miliaceum* после самоопыления, *4* — гибридный эндосперм. По оси абсцисс — число суток после опыления; по оси ординат — длина зародыша или эндосперма вдоль продольной оси, мкм.

ткани считаются дополнительными факторами, приводящими зародыши к гибели (Банникова, 1975, 1986; Банникова и др., 1991; Суриков, 1992; Семенов, 1995). Однако сам факт возможности успешного преодоления этих трудностей через доращивание вычлененных гибридных зародышей in vitro указывает на то, что гибель этих зародышей вызывается не гибридной природой их ядер.

Таким образом, в нашем случае для роста и развития гибридного зародыша *P. miliaceum* × *P. coloratum*, как и в большинстве работ по отдаленной гибридизации цветковых, были необходимы изолирование его из семяпочки и эксплантация на искусственную питательную среду.

Исходя из того, что гибридный зародыш до 6-х сут после опыления последовательно увеличивался в размерах и даже приступал к дифференциации, а в дальнейшем останавливался в развитии, нами сделан вывод о том, что эксплантацию гибридных зародышей для доращивания на искусственных питательных средах in vitro необходимо осуществлять не ранее 7-х сут после опыления. А в связи с тем что к 11-м сут после опыления гибридный эндосперм начинал дегенерировать, что отрицательно сказывалось на состоянии зародыша и было, вероятно, одной из причин последующей его гибели, нами сделан вывод о том, что гибридный зародыш для доращивания in vitro необходимо эксплантировать на питательную среду не позднее 10—11-х сут после опыления.

Оптимальные сроки эксплантации незрелых зародышей, выявленные нами для гибридов *P. miliaceum* × *P. coloratum*, несколько не совпадают с данными большинства исследователей, проводивших работы по межвидовой и межродовой гибридизации цветковых растений. Чаще всего в качестве оптимальных сроков эксплантации гибридных зародышей in vitro в таких работах указываются 10—19-е сут после опыления (Collins et al., 1984; Ferguson et al., 1990; Банникова, и др., 1991; Buitendiik et al., 1995), а в ряде случаев — много более поздние сроки (Mohapatra, Bajaj, 1988; Ishizaka, Uematsu, 1995; Dusters et al., 1995). Однако для некоторых культур указаны сроки, совпадающие с нашими (Samimy et al., 1996). Безусловно, оптимальные сроки вычленения гибридных зародышей для их спасения в культуре in vitro отражают достижение зародышами так называемой стадии относительной автономности (Батыгина, 1987). Так как в культуре in vitro изолированные гибридные зародыши демонстрируют способность дифференцироваться и формировать (хотя бы в части случаев) растения, очевидно их гибель в нативных условиях обусловлена аномальным развитием эндосперма и связанным с этим нарушением регуляторного воздействия последнего на зародыш. Или же причиной этого выступает несовместимость с материнскими тканями, окружающими гибридный зародыш.

Используя технику доращивания незрелых гибридных зародышей (embryo rescue), получено 157 растений отдаленных гибридов *P. miliaceum* × *P. coloratum*, что составило 0.213 растений в пересчете на 1 эксплант.

Однако при достижении фазы цветения гибридные растения формировали соцветия, цветки которых были не в состоянии раскрывать цветковые чешуи и выбрасывать рыльца и пыльники за пределы плотно сомкнутых цветковых чешуй, т. е. имела место механическая преграда на пути к опылению. Предположительной причиной этого является нарушение синтеза физиологически активных веществ, участвующих в процессе раскрытия цветковых чешуй. Вероятнее всего, таковыми являются вещества типа ауксинов или гиббереллинов (Полевой, 1982; Дёрфлинг, 1985).

В целях преодоления этой преграды предпринята серия экспериментов по инициации раскрытия цветковых чешуй в цветках отдаленных гибридов F1 с использованием НУК и ГК различных концентраций (табл. 1). При обработке НУК 0.1 мг/л раскрытия цветковых чешуй цветка не наблюдалось. В то же время при концентрации НУК 1.0 мг/л после обработки в течение 2—3 сут имело место раскрытие цветков с выбрасыванием пыльников и рылец (до 15—20, или около 1 %, цветков на соцветие за утро). Правда, преимущественно открывались верхние однополые (мужские) цветки колоска. При этом НУК 1.0 мг/л вызывала ожог цветковых чешуй — потерю хлорофилльной окраски и усыхание чешуй.

Эффект обработки ГК 1.0 мг/л был аналогичен таковому при обработке НУК 1.0 мг/л. Однако раскрытие цветковых чешуй в той же степени, но без угнетающего действия на цветок вызывалось ГК при концентрации 0.1 мг/л. В условиях влажного лета 1994 г. обработка ГК 0.1 мг/л оказалась оптимальной.

Попытка опыления раскрывавшихся цветков пыльцой *P. miliaceum* сорта Саратовское 2 к положительному эффекту не привела. Завязавшихся семян не отмечено. При эмбриологическом контроле обнаружено, что мужская сфера у подавляющего большинства гибридных растений характеризуется высокой стерильностью (растения имели лишь 0—2 % пыльцевых зерен, которые морфологически выглядели как фертильные). Стерильные пыльцевые зерна значительно варьировали в размерах. Чаще всего это были пыльцевые зерна без цитоплазмы или с остатками цитоплазмы в виде сгустка, мелких размеров со складчатой поверхностью; часто встречались диады, триады и тетрады, лишенные цитоплазмы.

Выделены три линии, имеющие морфологически полноценную пыльцу на уровне 10—15 %. Эти формы вовлечены в возвратные скрещивания для получения гибридов последующих поколений.

Выводы

Цитоэмбриологическое исследование гибридных зародышей, полученных при скрещивании *P. miliaceum* × *P. coloratum*, показало, что развитие их вариабельно по характеру и темпам. Размеры и форма гибридных зародышей и эндосперма очень различны. Дифференциация зародыша фактически отсутствует. Гибель гибридных зерновок в нативных условиях обусловлена недоразвитием и дегенерацией эндосперма, что не позволяет зародышу приступить к дифференциации. Эти сложности сравнительно успешно преодолеваются при использовании метода доращивания незрелых гибридных зародышей в культуре in vitro при эксплантации их на 8—10-е сут после опыления.

Выявлено, что растения межвидовых гибридов в период цветения не в состоянии раскрыть цветковые чешуи. По этой причине пыльники и рыльца не выбрасываются за пределы плотно сомкнутых цветковых чешуй, т. е. перекрестное опыление у таких форм оказывается невозможным. Показана принципиальная возможность частичного преодоления этого путем обработки соцветий водными растворами нафтилуксусной и гибберелловой кислот.

Выявлено, что полученные межвидовые гибриды *P. miliaceum* × *P. coloratum* имеют в большинстве случаев почти абсолютно стерильную пыльцу (98—100 %). Выделены три линии, имеющие относительно фертильную пыльцу (10—15 %).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П. Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений. Киев, 1975. 284 с.

Банникова В. П. Межвидовая несовместимость у растений. Киев, 1986. 232 с.

Банникова В. П., Хведынич О. А., Кравец Е. А. и др. Основы эмбриогенеза злаков. Киев, 1991. 176 с.

Батыгина Т. Б. Хлебное зерно. Л., 1987. 103 с.

Дёрфлинг Г. Гормоны растений. Системный подход. М., 1985. 304 с.

Ильин В. А. Селекция проса на высокую продуктивность // Селекция зерновых и крупяных культур. Саратов, 1991. С. 73—96.

Камелина О. П., Проскурина О. Б., Жинкина И. А. Способ окраски препаратов эмбриологических структур растений: А. С. 1631424 // Бюл. изобр. 1991. № 8. С. 8.

Куприянов П. Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков: А. с. 919636 // Бюл. изобр. 1982. № 14. С. 7.

Лиманская А. П., Чеснокова С. В. Способ получения препаратов зародышевых мешков у растений: А. с. 1454309 // Бюл. изобр. 1989. № 4. С. 12.

Лукьянюк С. В., Игнатова С. А., Максимов Н. Г., и др. Использование эмбриокультуры при отдаленных скрещиваниях пшеницы и ячменя с рожью // С.-х. биология. 1981. Т. 16. № 7. С. 735—739.

Отдаленная гибридизация растений. Библиографический указатель иностранной литературы / Под ред. В. Ф. Любимовой. М., 1983. 351 с.

Паушева А. Г. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Полевой В. В. Фитогормоны. Л., 1982. 249 с.

Семёнов В. И. Основные направления исследований по отдаленной гибридизации // Бюл. ГБС. РАН. 1995. № 171. С. 38—48.

Солнцева М. П., Вишнякова М. А., Дунаева С. Е. Эмбрио- и эндоспермогенез при межвидовой гибридизации ячменя (*Hordeum vulgare* × *H. bulbosum, Poaceae*) // Бот. журн. 1992, Т. 77. № 8. С. 10—20.

Суриков И. М. Главные причины нескрещиваемости видов и способы ее преодоления // Сб. науч. тр. по прикл. генетике и селекции. 1992. Т. 148. С. 4—12.

Филатова И. А. Цитоэмбриологическое изучение способа размножения проса посевного: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1977. 19 с.

Чеботарь А. А. Просо — *Panicum* L. // Эмбриология зерновых, бобовых и овоще-бахчевых возделываемых растений. Кишинев, 1887. С. 44—48.

Шумный В. К., Першина Л. А., Вершинин А. В. Методы получения и анализа межвидовых и межродовых гибридов ячменя // Молекулярные механизмы генетических процессов. М., 1985. С. 266—282.

Яшовский И. В. Селекция и семеноводство проса. М., 1987.

Bernard S., Sewell D. C. Crossing maize with sorghum, tripsacum and millet the products and their level of development following pollination // Theor. Appl. Genet. 1985. Vol. 70. N 5. P. 474—483.

Biodiversity and wheat improvement / Ed. by A. B. Damania. Chichester etc. 1993. 434 p.

Buitendiik J. H., Pinsonneaux N., Vandonk A. C. et al. Embryo rescue by half-ovule culture for the production of interspecific hybrids in *Alstroemeria* // Scientia Hort. 1995. Vol. 64. N 1—2. P. 65—75.

Chen F. Q., Hayes P. M., Rivin C. J. Wide hybridization of *Hordeum vulgare* × *Zea mays* // Genome. 1991. Vol. 34. N 4. P. 603—605.

Collins G. B., Taylor N. L., DeVerna J. W. In vitro approaches to interspecific hybridization and chromosome manipulation in crop plants // Gene Manipul. Plant Sneprov 16th Stadler Genet. Symp. New York; London, 1984. P. 323—383.

Dujardin M., Hanna W. W. Cytogenetics of double cross hybrids between *Pennisetum americanum* × *P. purpureum* amphiploids and *P. americanum* × *Pennisetum squamulatum* interspecific hybrids // Theor. Appl. Genet. 1984. Vol. 69. N 1. P. 97—100.

Dujardin M., Hanna W. W. Production of 27-, 28, and 56-chromosome apomictic hybrid derivatives between pearl millet (2n = 14) and *Pennisetum squamulatum* (2n = 54) // Euphytica. 1988. Vol. 38. N 3. P. 229—237.

Dusters J. B. M., Eikelboom W., Bergervoet J. H. W., Vaneijk J. P. Embryo rescue in the genus *Tulipa* L. — Successful direct transfer of *T. kaufmanniana* Regel germplasm into *T. gesneriana* L. // Euphytica. 1995. Vol. 82. N 3. P. 253—261.

Ferguson N. H., Repert E. A., Evans P. T. Interspecific *Trifolium* hybrids produced by embryo and ovule culture // Crop Science. 1990. Vol. 30. P. 1145—1149.

Hanna M. Transfer of germplasm from the secondary to the primary gene pool in *Pennisetum* // Theor. Appl. Genet. 1990. Vol. 80. N 2. P. 200.

Herr J. M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. N 7. P. 785—790.

Ishizaka H., Uematsu J. Interspecific hybrids of *Cyclamen persicum* Mill. and *C. purpurascens* Mill. produced by ovule culture // Euphytica. 1995. Vol. 82. N 1. P. 31—37.

Jiang Ji., Friebe B., Gill B. S. Recent advances in alien gene transfer in wheat // Euphytica. 1994. Vol. 73. N 2. P. 199—212.

Laurie D. A., Bennett M. D. The production of haploid wheat plants from wheat × maize crosses // Theor. Appl. Genet. 1988. Vol. 76. N 3. P. 393—397.

Mohapatra D., Bajaj Y. P. S. Hybridization in *Brassica juncea* × *Brassica campestris* through ovary culture //Euphytica. 1988. Vol. 37. N 1. P. 83—88.

Murashige T., Scoog. F. A revized medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15. P. 473—497.

Quarin C. L., Burson B. L. Cytogenetic relations among *Paspalum notatum* var. *saurae*, *P. pumilum*, *P. indecorum* and *P. vaginatum* // Bot. Gaz. 1983. Vol. 144. N 3. P. 433—438.

Samimy C., Bjorkman T., Siritunga D., Blanchard L. Overcoming the barrier to interspecific hybridization of *Fagopyrum esculentum* with *Fagopyrum tataricum* // Euphytica. 1996. Vol. 91. N 3. P. 323—330.

Zhang J., Friebe B., Raupp W. J. et al. Wheat embryogenesis and haploid production in wheat × maize hybrids // Euphytica. 1996. Vol. 90. N 3. P. 315—324.

Научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Юго-Востока
Саратов

Получено 23 IV 1997

SUMMARY

The development of hybrid embryos of *Panicum miliaceum* × *P. coloratum* is highly variable as far as their sizes and rate are concerned. Embryos do not show any signs of differentiation. Endosperm degeneration and embryo ability to differentatiate result in death of hybrid seeds under native conditions. It is shown that these problems can be easily overcome by explantation of immature hybrid embryos in 8—10 days after pollination and growing them in vitro. It has been revealed that interspecific hybrid plants are unable to open their flower bracts at anthesis. As a result, crosspollination of such forms is impossible in principle. But it can partially overcome by treatment of flowers with NAA and GA water solution. It has been shown that interspecific hybrids of *P. miliaceum* × *P. coloratum* have in most cases almost absolutely sterile pollen (98—100 %). Three lines having up to 10—15 % fertile pollen grains in anthers have been isolated.

УДК 581.143.6 : 582.657.2

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 3

© Ю. А. Лукина, Н. И. Румянцева

КАЛЛУСОГЕНЕЗ И МОРФОГЕНЕЗ В КУЛЬТУРЕ НЕЗРЕЛЫХ ЗАРОДЫШЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ РОДА *FAGOPYRUM* (*POLYGONACEAE*)

YU. A. LUKINA, N. I. RUMYANTSEVA. CALLUSOGENESIS AND MORPHOGENESIS IN CULTURE OF IMMATURE EMBRYOS OF SOME *FAGOPYRUM* (*POLYGONACEAE*) SPECIES

Исследованы особенности каллусогенеза и морфогенеза незрелых зародышей 4 видов гречихи: *Fagopyrum esculentum* (сорта Казанская-3 и Кама), *F. tataricum*, *F. giganteum*, *F. cymosum*. Показано, что способность к каллусогенезу зависела от длины экспланта и видовой принадлежности. Наибольшей каллусообразующей способностью обладали зародыши длиной 2 и 3 мм у *F. esculentum*, *F. tataricum*, *F. giganteum*; зародыши, высаженные с тканями зародышевого мешка, — у *F. cymosum*. Наиболее оптимальными эксплантами для получения морфогенных культур *F. esculentum* (сорта Казанская-3 и Кама) являются зародыши длиной 1 мм, *F. giganteum* — 1 и 2 мм, *F. tataricum* — 2 и 3 мм. Для различных видов гречихи описаны характерные морфотипы каллусов и для каждого морфотипа проведена оценка регенерационной способности. Отмечается высокая корреляция определенных морфотипов каллусов со способностью к регенерации.

Ключевые слова: каллусогенез, морфогенез, зародыши, гречиха.

Род *Fagopyrum* представлен 3 основными видами: *F. esculentum* Moench. (гречиха обыкновенная, или посевная), *F. tataricum* L. Gaertn. (гречиха татарская), *F. cymosum* Meissn. (гречиха полузонтичная). Виды считаются отдаленными и в естественных условиях не скрещиваются между собой (Киселев и др., 1985). Единственный фертильный гибрид, в дальнейшем определенный как вид *F. giganteum* Krotov, был получен А. С. Кротовым и Е. А. Голубевой (1973) в результате многолетних скрещиваний между двумя видами — *F. tataricum* и *F. cymosum*.

Современные сорта гречихи наряду с высокими технологическими качествами обладают рядом существенных недостатков (слабая устойчивость к резким перепадам температуры, болезням и вредителям). Создание пластичных сортов гречихи возможно при использовании в ее селекции комплексного подхода, сочетающего как традиционные методы (межвидовая гибридизация, мутагенез, селекционный отбор), так и новые биотехнологии (эмбриокультура, клеточная и генетическая инженерия, клеточная селекция).

Гречиху нельзя отнести к видам, для которых методы культуры тканей разработаны всесторонне. В настоящее время каллусные культуры и регенерация из них растений описаны для 2 видов — *F. esculentum* (Srejović, Nescović, 1981; Румянцева и др., 1989) и *F. tataricum* (Румянцева и др., 1989).

Одним из важнейших факторов, определяющих регенерационную способность каллусных культур, является ювенильность используемых тканей экспланта. Как показано в многочисленных экспериментальных работах (Vasil, 1985; Meins, 1985; Grossman, 1989; Bajaj, 1995), к эксплантам с наиболее высоким морфогенным потенциалом относят ткани незрелых зародышей.

Ранее нами (Румянцева и др., 1989) была описана зависимость каллусообразования в культуре незрелых зародышей 2 видов гречихи (*F. esculentum* и *F. tataricum*) от стадии развития эндосперма. Поскольку зародыши, изолированные на одной стадии развития эндосперма, могут значительно различаться по размеру и степени дифференциации, в дальнейшем мы использовали более точный критерий — размер зародыша.

Цель настоящей работы заключалась в изучении морфогенетических потенций зародыша у разных видов гречихи.

Материал и методика

Объектом исследования служили 4 вида гречихи: *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn., *F. esculentum* Moench. (сорта Казанская-3 и Кама), *F. cymosum* Meissn., *F. giganteum* Krotov.

В качестве эксплантов для получения каллусных культур использовали незрелые зародыши различной длины: зародыши менее 1 мм с окружающими тканями семени (сердечковидная — торпедовидная стадии, 4—8-й день после опыления у *F. esculentum* и *F. tataricum* и 6—10-й день — у *F. cymosum* и *F. giganteum*), зародыши 1.0—3.5 мм длины (стадия формирования семядолей).

Каллусные культуры были получены по методике, описанной ранее (Румянцева и др., 1989), с использованием среды RX, содержащей соли по B5 (Gamborg et al., 1986) с добавлением тиамина (2 мг/л), пиридоксина (1 мг/л), никотиновой кислоты (1 мг/л), гидролизата казеина (2 000 мг/л), 2.4-Д (2 мг/л), ИУК (0.5 мг/л), НУК (0.5 мг/л), кинетина (0.2 мг/л), сахарозы (до 25 %) и агара (0.8 %).

Для определения регенерационной способности каллусных культур от общей массы каллуса в стерильных условиях отделяли кусочки по 250—300 мг и помещали на регенерационную среду с содержанием 0.175 мг/л ИУК и 2.23 мг/л БАП (Srejović, Nešcović, 1981). Чашки Петри с эксплантами культивировали на свету (5000 лк) в условиях 16/8-часового фотопериода при температуре 23—26 °C. Проводили подсчет количества почек на один грамм каллусной ткани. Полученные результаты обработаны статистически. Ошибка выборочных долей составляла не более 5 %.

Результаты и их обсуждение

Наибольшей каллусообразующей способностью среди изученных нами видов гречихи обладали зародыши *F. tataricum*, наименьшей — *F. cymosum*, при этом самый высокий процент каллусообразования у видов *F. tataricum*, *F. esculentum*, *F. giganteum* был отмечен для зародышей длиной 2 и 3 мм. Зародыши этих видов, эксплантируемые без снятия интегументов, имели значительно меньший каллусогенный отклик. В противоположность этому для *F. cymosum* и *F. esculentum* сорта Кама больший процент каллусообразования наблюдали на зародышах, изолированных на ранних стадиях развития (сердечковидной, торпедовидной) и культивируемых с окружающими тканями семени (удаляли только перикарпий) (табл. 1).

Причины таких видовых и сортовых различий, вероятно, объясняются различным физиологическим (в первую очередь гормональным) и генетическим (степень дифференцировки клеток) статусом зародышей различных видов. Определенное влияние на развитие каллусогенного отклика (скорее всего ингибирующее) могли также оказывать ткани, окружающие зародыш. Кроме того, не исключено, что зародыши ранних стадий развития имели различную чувствительность к токсическому действию стерилизующих агентов.

ТАБЛИЦА 1

Образование каллуса из незрелых зародышей различных видов рода *Fagopyrum*

Длина зародыша, мм	Доля эксплантов, образовавших каллус, %				
	F. esculentum		*F.tataricum*	*F. giganteum*	*F. cymosum*
	сорт Казанская-3	сорт Кама			
Менее 1	43.7	44.0	47.72	45.21	8.50
1	60.90	28.50	91.70	61.54	1.51
2	90.30	41.10	93.10	64.29	1.71
3	96.45	93.10	93.30	63.64	2.15

Зародыши менее 3 мм длины полностью «зарастали» каллусом на каллусогенной среде без прорастания. Более крупные зародыши, как правило, прорастали, образуя затем первичный каллус на гипокотилях и семядолях. Такая реакция, вероятно, может определяться гормональной независимостью зародышей, находящихся на поздних стадиях развития, поэтому для получения каллуса на крупных зародышах часто используют повышенные концентрации 2.4-D в среде (Rybczyński, Zdunćzyk, 1986).

Зародыши *F. cymosum* начиная с самых ранних стадий развития прорастали без образования каллуса. Поскольку *F. giganteum* является амфидиплоидом, полученным от скрещивания *F. tataricum* и *F. cymosum* (Кротов, Голубева, 1973), a priori можно было предположить более низкую способность к каллусообразованию у этого вида. Однако каллусообразующая способность *F. giganteum* была значительно выше, чем у *F. cymosum*, хотя и ниже, чем у материнского вида *F. tataricum*. Полученные данные могут указывать на важную роль генов цитоплазмы в процессах морфогенеза in vitro (Bruneau, 1985; Thomas, Smith, 1985; Гавриленко и др., 1994; Карабаев, Джардемалиев, 1994).

Каллусные культуры разных видов гречихи различались морфологически. Кроме того, каллусы одного вида также имели морфологическое разнообразие. Ранее (Румянцева и др., 1989) нами были выделены следующие типы каллусных культур для *F. esculentum*: 1) плотно-глобулярный белый или желтоватый, медленно нарастающий (табл. I, *1*); 2) гетерогенный, состоящий из рыхлых глобул серого, желтого или светло-коричневого цвета, в большинстве случаев медленно нарастающий (табл. I, *2*); 3) плотный, бело-серый, медленно нарастающий (табл. I, *3*); 4) рыхлый, обычно белый или светло-серый, быстро нарастающий (табл. I, *4*).

Для каллусной культуры *F. tataricum* было выделено 2 основных морфотипа: 1) гетерогенный сероватый или желтоватый, часто включающий блестящие плотные структуры белого или желтого цвета (табл. II, *1*, *2*), очень напоминающий типичный нодулярный каллусный тип; 2) гетерогенный, желтоватый или коричневатый без блестящих уплотнений (табл. II, *3*).

Однако, как показали наши исследования, спектр каллусной изменчивости как *F. esculentum*, так и *F. tataricum* шире, чем описанный ранее. Кроме уже известных морфотипов у *F. esculentum* мы наблюдали формирование белого или желтого глобулярного каллуса (табл. I, *5*), который в отличие от плотноглобулярного морфотипа при пересадке распадался на отдельные, не связанные друг с другом глобулы. Довольно частым явлением в каллусных культурах *F. esculentum* было формирование переходных типов, которые, как правило, в дальнейшем «деградировали» до рыхлых неморфогенных клонов. Интересно отметить, что как в ранее проведенных исследованиях на сортах Казанская крупнозерная и Медовая (Румянцева и др., 1989), так и в настоящих опытах с использованием новых перспективных сортов Кама и Казанская-3 мы наблюдали формирование одинаковых морфологических типов каллуса у разных сортов гречихи.

Появление рыхлых каллусов (табл. II, *4*) при культивировании тканей *F. tataricum* до этого не было описано. Согласно нашим наблюдениям, выщепление рыхлых каллусов *F. tataricum* — очень редкое явление, они формируются как вторичные клоны («очаги») на гетерогенных каллусах не чаще, чем один клон на 20—30 пассажей культуры. Вероятно, их появление может рассматриваться как результат спонтанных мутаций in vitro.

Можно полагать, что спектр морфологического разнообразия каллусных культур этих двух видов не ограничивается уже описанными морфотипами и определяется как выбором исходного экспланта, так и условиями культивирования каллусов. Влияние этих факторов на морфологию каллусных культур описано для многих видов растений (Кучеренко, 1993; Lapena, Brisa, 1995; Бишимбаева, Рахимбаев, 1997; Эльконин, Пахомова, 1997). Большинство полученных каллусных культур *F. giganteum* по морфологии были очень похожи на каллусы гетерогенного типа *F. tataricum* и только в двух случаях нам удалось получить каллусы с белыми уплотнениями, подобные нодулярным культурам *F. tataricum*. Каллусы *F. cymosum* отличались очень

ТАБЛИЦА 2

Способность к регенерации каллусных культур видов рода *Fagopyrum*

Вид, сорт	Тип каллуса	Число		
		проанализированных линий	линий, способных к образованию почек	почек на 1 г каллусной ткани
F. esculentum	Плотноглобулярный	15	11	4—55
Сорт Кама	Гетерогенный	4	4	4—10
	Плотный	8	0	0
	Рыхлый	8	0	0
	Мелкоглобулярный	2	0	0
	Плотноглобулярный	20	12	8—40
Сорт Казанская-3	Гетерогенный	4	4	4—10
	Плотный	6	0	0
	Рыхлый	9	0	0
F. tataricum	Гетерогенный, с плотными структурами белого или желтого цвета	16	16	35—90
	Гетерогенный, без блестящих уплотнений	16	0	0
	Рыхлый, белый	4	0	0
F. giganteum	Гетерогенный, без блестящих уплотнений	35	0	0
	Гетерогенный, с белыми уплотнениями	2	2	0*
F. cymosum	Плотный	32	0	0
	Рыхлый	1	0	0

Примечание. * — подсчет почек не проводился.

медленным ростом по сравнению с каллусами других видов. По морфологии они напоминали гетерогенные каллусы *F. esculentum*, несколько раз в них отмечали «выщепление» желтых клонов с очень высоким темпом роста. Вероятнее всего, для индукции и поддержания каллусов *F. cymosum* требуются иные условия культивирования (изменение гормонального состава питательной среды, в частности), чем для видов *F. esculentum*, *F. tataricum* и *F. giganteum*. Следует отметить, что, согласно исследованиям белков различных видов гречихи, вид *F. cymosum* рассматривается как наиболее филогенетически отдаленный от видов *F. esculentum* и *F. tataricum* (Шевчук и др., 1981; Ohnishi, 1983).

Для каллусных культур различных видов гречихи была отмечена высокая корреляция определенных морфотипов каллусов со способностью к морфогенезу (табл. 2). Например, для различных сортов *F. esculentum* наибольшей способностью к формированию почек обладали плотноглобулярные каллусы, значительно меньшую регенерационную способность проявляли гетерогенные каллусы. Плотные каллусы формировали только корни, в то время как в рыхлых и мелкоглобулярных культурах индуцировать морфогенез не удалось (табл. 2).

У 3 различных каллусных морфотипов *F. tataricum* наблюдалась разная способность к морфогенезу (табл. 2). Нодулярный каллус формировал большое количество почек на среде регенерации (табл. III), в этих каллусах отмечали также незначительное корнеобразование. Гетерогенный каллус без уплотнений образовывал только корни. Как отмечалось ранее, рыхлые каллусы *F. tataricum* имели, как и аналогичные каллусы *F. esculentum*, нулевой морфогенный потенциал.

ТАБЛИЦА 3

Образование морфогенного каллуса из незрелых зародышей различных видов рода *Fagopyrum*

Длина зародыша, мм	Доля эксплантов, образовавших каллус, %				
	F. esculentum		*F.tataricum*	*F. giganteum*	*F. cymosum*
	сорт Казанская-3	сорт Кама			
Менее 1	30.00	50.00	33.30	0.00	0.00
1	66.61	62.5	35.32	6.25	0.00
2	37.53	31.60	65.50	5.55	0.00
3	40.00	16.70	52.20	0.00	0.00

Гетерогенные каллусы *F. giganteum*, по морфологии близкие к гетерогенным каллусам *F. tataricum*, формировали только корни. Гетерогенные культуры с уплотнениями *F. giganteum* давали геммогенез после 2-го пассажа, но при дальнейшем культивировании (на 3—4-м пассаже) теряли способность к формированию белых уплотнений и становились морфологически похожи на ризогенные каллусы (табл. 2).

Темно-коричневые плотные каллусы *F. cymosum* были способны к формированию единичных корней, а рыхлая культура, которая наращивала биомассу в 2—3 раза активнее, чем рыхлые каллусы *F. esculentum* и *F. tataricum*, как и последние, была неморфогенной (табл. 2).

Одним из факторов формирования эмбриогенных каллусов в культуре незрелых зародышей является размер зародыша. Например, для пшеницы наибольший выход эмбриогенных каллусов был получен на зародышах 1.0—1.5 мм длины (Redwey et al., 1990), для кукурузы — 1.4—1.5 мм (Armstrong, Gree, 1985), для ячменя — 1 мм (Funatsuki, Kihara, 1994), для сои — 6 мм (Ghazi et al., 1986). Интересно, что для культуры сои сорта Williams-82 была отмечена специфичность формирования эмбриогенных или органогенных каллусов в зависимости от длины зародыша (Barwal et al., 1986). Изучение образования морфогенных каллусов из зародышей гречихи также выявило корреляцию между длиной экспланта и регенерационной способностью каллусных культур.

Так, наибольший процент формирования морфогенных культур у 2 изученных сортов *F. esculentum* наблюдали у зародышей длиной 1 мм. Единичные случаи формирования морфогенного каллуса *F. giganteum* наблюдали из зародышей длиной 1 и 2 мм. Получить каллусные культуры, способные к морфогенезу, из различных эксплантов *F. cymosum* нам не удалось. Лишь у *F. tataricum* высокая каллусообразующая способность совмещалась с высоким морфогенным потенциалом у зародышей длиной 2 и 3 мм (табл. 3).

Как следует из проведенных исследований, экспланты, дающие хороший каллусогенный отклик, не всегда пригодны для получения морфогенных культур. Вероятно, состояние дифференцированности клеток исходной ткани и наличие среди них тотипотентных, клонирующихся в массе каллусных клеток являются необходимым условием для получения и поддержания морфогенных культур.

Таким образом, наиболее оптимальными для получения морфогенных культур *F. esculentum* (сорта Кама и Казанская-3) являются зародыши длиной 1 мм, *F. giganteum* — 1—2 мм, *F. tataricum* — 2—3 мм. Выявленные корреляции позволяют повысить частоту индукции морфогенных каллусов гречихи и вести их визуальную селекцию in vitro.

Проведенные исследования показали, что в культуре незрелых зародышей гречихи каллусообразующая способность определяется видовыми и сортовыми особенностями объекта, а также зависит от размера экспланта. Аналогичные корреляции были отмечены для растений, принадлежащих к различным видам (Lazar et al., 1983; Nabors et al., 1983; Duncan et al., 1985; Чуб и др., 1994).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бишимбаева Н. К., Рахимбаев И. Р. Получение и характеристика длительно культивируемых рыхлых эмбриогенных тканей ячменя // Тез. докл. на VII Междунар. конф. «Биология клеток растений in vitro, биотехнология и сохранение генофонда». М., 1997. С. 75.

Гавриленко Т. А., Никуленкова Т. В., Суриков И. М. Исследование показателей морфогенетической потенции мезофильных протопластов и гибридов между *Solanum tuberosum* Lindl. и *Solanum brevidens* Phil. // Генетика. 1994. Т. 30. № 6. С. 828—831.

Карабаев М. К., Джардемалиев Ж. К. Культивируемые клетки пшеницы и кукурузы. Морфогенез и толерантность // Физиология растений. 1994. Т. 40. № 6. С. 807—814.

Киселев В. Е., Коваленко В. И., Минаева А. В. и др. Гречиха как источник флавоноидов. Новосибирск, 1985. 97 с.

Кротов А. С., Голубева Е. А. Цитологическое изучение межвидового гибрида *Fagopyrum tataricum* × *F. cymosum* // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1973. Вып. 1. С. 256—260.

Кучеренко А. А. Морфологическая разнокачественность тканей риса и ее связь с регенерационной способностью // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 5. С. 797—801.

Румянцева Н. И., Сергеева Н. В., Хакимова Л. В. и др. Органогенез и соматический эмбриогенез в культуре двух видов гречихи // Физиология растений. 1989. Т. 36. № 1. С. 187—194.

Чуб В. В., Власова Т. А., Бутенко Р. Г. Каллусогенез и морфогенез в культуре генеративных органов весеннецветущих видов *Crocus* L. // Физиология растений. 1994. Т. 41. № 6. С. 815—820.

Шевчук Т. Е., Гаврилюк И. П., Конарев В. Г. Иммунохимический анализ родства видов рода *Fagopyrum* с видами других родов семейства *Polygonaceae* // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 259—267.

Эльконин Л. А., Пахомова Н. В. Влияние источников азота и фосфора на рост и морфотип эмбриогенного каллуса сорго // Тез. докл. на VII Междунар. конф. «Биология клеток растений in vitro, биотехнология и сохранение генофонда». М., 1997. С. 187.

Armstrong C. L., Gree C. E. Establishment and maintenance of friable callus and the involvement of L-prolin // Planta. 1985. Vol. 164. N 2. P. 207—214.

Bajaj Y. P. Somatic embryogenesis and synthetic seed, II. New Delhi, 1995. 476 p.

Barwal U. B., Kerns H. R., Widholm J. M. Plant regeneration from callus cultures of several soybean genotypes via embryogenesis and organogenesis // Planta. 1986. Vol. 167. N 4. P. 473—481.

Bruneau R. Regeneration in vitro á partir de cals d'embryons immatures de mais. Aspects quantitations at transmission hereditaire // Agromia. 1985. Vol. 5. N 7. P. 591—596.

Dunkan D. R., Williams M. E., Zehr B. E., Widholm J. M. The production of callus capable of plant regeneration from immature embryos of numerous *Zea mays* genotypes // Planta. 1985. Vol. 165. N 3. P. 322—332.

Funatsuki H., Kihara M. Influence of primary callus induction conditions on the establishment of barley cell suspension yielding regenerable protoplasts // Plant Cell Reports. 1994. Vol. 13. N 5. P. 551—555.

Gamborg O., Miller R., Ojima K. Nutrient requirements of suspension culture of soybean root cells // Exptl Cell Res. 1986. Vol. 50. N 1. P. 151—158.

Ghazi T. D., Cheema H. V., Nabors M. W. Somatic embryogenesis and plant regeneration from embryogenic callus of soybean, *Glycine max* L. // Plant Cell Reports. 1986. Vol. 5. N 6. P. 452—456.

Grossman F. Pflanzenregeneration aus Kalluskulturen bei *Secale cereale* L. 1. Abhängigkeit vom Explantat // Arch. Züchtungsforsch. 1989. Vol. 19. N 6. P. 395—405.

Lapena L., Brisa M. Influence of culture conditions on embryo formation and maturation in auxin=induced embryogenic cultures of *Digitalis obscura* // Plant Cell Reports. 1995. Vol. 14. N 5. P. 310—313.

Lazar M. D., Collins G. B., Vian W. E. Genetic and environmental effects on the growth and differentiation of wheat somatic cell cultures // J. Heredity. 1983. Vol. 74. P. 353—357.

Meins F. J. Determination and morphogenetic competence in plant tissue culture // Bot. Monogr. Oxford e. a. Blackwell Sci. Publ. 1985. Vol. 23. P. 7—25.

Nabors M. W., Heyser J. W., Dykes T. A., De Mott K. Long-duration, high-frequency plant regeneration from cereal tissue cultures // Planta. 1983. Vol. 157. N 5. P. 385—391.

Ohnishi O. Isozyme variation in common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench., and its related species // Proc. 2nd Int. Symp. Buckwheat, Miyazaki. Buckwheat Research. 1983. P. 39—50.

Redway F. A., Vasil V., Lu P., Vasil I. K. Identification of callus types for long term meintenance and regeneration from commercial cultivars of wheat // Theor. Appl. Genet. 1990. Vol. 79, N 5. P. 607—617.

Rubczyński Y. Y., Zdunčzyk W. Somatic embryogenesis and plantlet regeneration in the genus *Secale* // Theor. Appl. Genet. 1986. Vol. 73. N 2. P. 267—271.

Srejović V., Nesković M. Regeneration of plants from cotyledon fragments of buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.) // Z. Pflanzenphysiol. 1981. Bd 104. H. 1. S. 37—42.

Thomas D. T., Smith O. S. The effect of parental genotype on initiation of embryogenic callus from elite maize (*Zea mays* L.) germplasm // Theor. Appl. Genet. 1985. Vol. 70. N 5. P. 505—509.

Vasil I. K. Somatic embryogenesis and consequencis in the *Gramineae* // «Tissue Culture», Forest. Agr. Proc. 3rd Tenn. Symp. Plant Cell and Tissue Cult., Knoxville, Tenn., 9—13 Sept., 1984. New York; London, 1985. P. 31—47.

Институт биологии Казанского
научного центра РАН
Казань

Получено 6 VIII 1997

SUMMARY

The peculiarities of callusogenesis and morphogenesis obtained from immature embryos of some buckwheat species (*Fagopyrum esculentum* Moench., *F. tataricum* (L.) Gaertn., *F. cymosum* Meissn., *F. giganteum* Krotov) were investigated. It was shown that the capacity to the callusogenesis and morphogenesis depended on the species and explant length. The highest callusogenic capacity in *F. esculentum*, *F. tataricum* and *F. giganteum* had the embryos of 2—3 mm in lenght and in *F. cymosum* the embryos which were shorter than 1 mm and cultured with integuments. The best length of explants for obtaining of morphogenic callus in *F. esculentum* (cvs. Kazanskaya-3 and Kama) was 1 mm, in *F. giganteum* — 1—2 mm and in *F. tataricum* — 2—3 mm. Characteristic morphotypes were identified for all four buckweat species and each callus morphotype was investigated for its morphogenic capacity. Close correlation between some callus morphotypes and the ability to morphogenesis was detected.

УДК 069.51 : 582.893

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 3

© В. М. Виноградова

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE* СРЕДНЕЙ АЗИИ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (LE). 3. *AEGOPODIUM—ERYNGIUM*

V. M. VINOGRADOVA. TYPE SPECIES OF THE *APIACEAE* TAXA FROM MIDDLE ASIA KEPT IN THE HERBARIUM OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE). 3. *AEGOPODIUM—ERYNGIUM*

Приведена третья часть списка (52 вида из 21 рода) типовых образцов семейства зонтичных, хранящихся в Среднеазиатском секторе гербария LE. Наиболее крупные роды в списке *Dorema* (7 видов), *Cachrys* (6), *Bunium*, *Cryptodiscus* (по 5), *Carum* (4).

Ключевые слова: типовые образцы, *Apiaceae*, Средняя Азия, LE.

В настоящей статье продолжается публикация типовых материалов сем. *Apiaceae* Средней Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) (Виноградова, 1997а, б). Полный список типовых образцов сем. зонтичных Средней Азии далек от завершения, так как нами опубликована лишь четвертая часть имеющегося материала. В этой статье мы вынуждены опять приводить роды с первой буквы алфавита, так как в предыдущих статьях мы пропустили ряд видов опубликованных родов из-за недоступности типового материала во время продолжавшегося более года ремонта Гербария. Таким образом, в трех статьях будут обнародованы полностью все типовые образцы видов родов сем. зонтичных от буквы «А» до буквы «Е». Четвертая статья будет посвящена только типовым образцам видов рода *Ferula*.

Сведения о видах даются здесь в том же порядке, как и в предыдущих работах. После латинского названия растения, автора вида и ссылки на первоисточник приведены название таксона, принятое в настоящее время (в квадратных скобках), категория типа и текст гербарной этикетки, число гербарных листов, если это изотип или синтип, фамилия специалиста, выделившего тип в гербарии; указаны гербарии, где хранится типовая коллекция (со ссылкой на литературный источник). Основными коллекторами видов, типы названий которых здесь публикуются, являются Э. Л. Регель, И. Ф. Шмальгаузен, Ф. И. Рупрехт, Б. М. Козо-Полянский, Г. С. Карелин, И. П. Кирилов, А. Г. Шренк.

131.[1] *Aegopodium tadshikorum* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 600, 456.

Holotypus: Таджикистан, «Бухара, Бальджуан, по р. Ях-су, 4 VII 1897, [пл.], В. И. Липский».

В протологе Б. К. Шишкин указывает дату сбора растений «16 июля» видимо, по новому стилю.

132. *Albertia commutata* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 604. [*Aulacospermum* simplex Rupr.].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Казахстан, «Tian-Shan, Ketmenpass, 13 IV 1875 [fl. et fr. immat.], Kuschakewicz».

Имеются 8 синтипов.

133. *A. margaritifera* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 605. [*Eremodaucus lehmannii* Bunge].

Lectotypus cum isolectotypis (2) (Vinogradova, h. l.): Казахстан, «Степь между Сыр-Дарьей и Ташкентом, 20 V 1871, [цв. и зр. пл.], О. Федченко».

134. *A. paleacea* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 606.

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Узбекистан, «Между Карасу и Катты курганом, 1750—1766 м, 26 IV 1869 [цв.], О. Федченко».

Имеется 1 синтип.

135. *Angelica songorica* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 590. [*A. brevicaulis* (Rupr.) B. Fedtsch.].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Узбекистан, «Коканское ханство. Ледник Щуровского. Коканд. 23 VI 1871 [цв.], О. Федченко».

Имеются 2 синтипа.

136. *A. ternata* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 590; iid. 1882, Изв. Общ. любит. естествозн. антроп. этногр. 34, 2 : 32.

Lectotypus cum isolectotypo (Vinogradova, h. l.): Киргизия, «Коканское ханство. Спуск с Исфайрама в Алай. 20 VII 1871, [пл.]. О. Федченко».

Имеются 2 синтипа.

137. *Angelocarpa brevicaulis* Rupr. 1869, Sert. tiansch.: 48. [*Angelica brevicaulis* (Rupr.) B. Fedtsch.].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Киргизия. «Tasch-robat-pass, Mayenwald. In regione alpina jugi Tian-Schan, 4 VIII 1867 [fl. et fr.], Fr. Osten-Sacken».

Имеется 1 синтип.

---

[1] Номера видов с 1 по 130 см.: Виноградова, 1997а, б.

138. *Anidrum* × *minkwitzae* K.-Pol. 1920, Фл. Азиат. России, 15 : 85. [*Schrenkia golickeana* (Regel et Schmalh.) B. Fedtsch.].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Казахстан, «Сыр-Дарьинская обл. Аулие-Атинский уезд, ущ. Берк-кара (Каратау), средняя часть склона одной из вершин ущелья, № 29, 23 V 1909 [цв. и незр. пл.], З. Минквиц».

Имеются 3 синтипа.

139. *A. roschewitzii* K.-Pol. 1920, Фл. Азиат. России, 15 : 85. [*Schrenkia golickeana* (Regel et Schmalh.) B. Fedtsch.].

Holotypus cum isotypo: Киргизия, «Центральный Тянь-Шань. Семиреченская обл. Пишпекский у., долина Сусамыра, № 1424, 24 VII 1908, [пл.], Р. Ю. Рожевиц».

140. *A.* × *subinvolucratum* K.-Pol. 1920, Фл. Азиат. России, 15 : 86. [*Schrenkia golickeana* (Regel et Schmalh.) B. Fedtsch.].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Киргизия, «Центральный Тянь-Шань, степь у станции Ак-Чулак, 10 V 1908, [цв.], Р. Ю. Рожевиц».

Имеется 1 синтип.

141. *Archangelica decurrens* Ledeb. var. *tschimganica* Korov. 1926, Sched. ad Herb. Fl. As. Med. 10 : 12. [*A. tschimganica* (Korov.) Schischk.].

Holotypus cum isotypis (2): Узбекистан, «Prov. Syr-Darja, distr. Taschkent, Ad ripas fl. Tschimganca in regione fruticum, 10 VIII 1925, [fr.], E. Korovin».

142. *Berula orientalis* Woron. 1931, Фл. Юго-Вост. Европ. части СССР, 5 : 796. [*Berula erecta* (Huds.) Cov.].

Paratypi (8): Казахстан, «Songarei. Im Chantau, 26 VI 1843 [fl.], № 363, Schrenk».

Голотип вида, описанного из Азербайджана, хранится в кавказском секторе гербария (LE).

143. *Bunium capillifolium* Kar. et Kir. 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou 14, 3 : 428. [*Scaligeria setacea* (Schrenk) Korov.].

Isoneotypi (9): Казахстан, «In fruticetis collium Songoriae ad rivulum Ai hinc inde in montosis Alatau ad fl. Lepsa et Sarkan frequens, a. 1841, № 1531, Karelin et Kirilov».

Неотип и изонеотип в MW (Губанов, 1993).

144. *B. cylindraceum* (Boiss. et Hohen.) Drude var. *minor* Freyn et Sint. 1906, Bull. Herb. Boiss. ser. 2, 6 : 214. [*B. longipes* Freyn subsp. *minor* (Freyn et Sint.) Geldykhanov].

Lectotypus (Гельдиханов, 1985): Туркменистан, «Regio transcaspica, Kisil-Arwat, [fr.], 5 V 1901, № 1629, P. Sintenis».

Имеется 1 синтип.

145. *B. kopetdagense* Geldykhanov, 1985, Бот. журн. 70, 11 : 1559, рис. 2.

Holotypus: «Туркменистан. Склоны холмов с суглинистой почвой (эфемеровая степь) у юго-западной окраины г. Ашхабад, 21 V 1952, [fr.], Н. Н. Цвелев».

146. *B. korovinii* R. Kam. et Geldykhanov, 1985, Бот. журн. 70, 11 : 1562, рис. 3.

Holotypus cum isotypo: «Туркменистан. Центральный Копет-Даг. Подъем на вершину Чапан-Даг, у снежника, 2300 м, 14 VII 1928, № 670, [fr.], Б. А. Федченко и др.».

147. *B. longipes* Freyn et Sint. 1906, Bull. Herb. Boiss. ser. 2, 6 : 214.

Lectotypus (Гельдиханов, 1985): Туркменистан, «Regio transcaspica. Aschabad, in steppis graminosis ad Gjaurs, 27 IV 1900, N 169b, [fl. et fr. immat.], P. Sintenis».

148. *Bupleurum cuspidatum* Bunge, 1854, Mem. Acad. Sci. Petersb. 7 : 299. [*B. exaltatum* Bieb.].

Holotypus cum isotypis (2): Узбекистан, «Reliquae botanicae. Pl. Alexandri Lehmann. N 527 [fr.], Al. Bunge». Протолог: «Hab. an Felsenwanden des oberen Sarafschan sept. 1841 (fructificans) N 526».

В протологе указан № 526, а на этикетке стоит № 527, поставленный карандашом, видимо, ошибочно.

149. *B. krylovianum* Schischk. ex Kryl. 1935, Фл. Зап. Сиб. 8 : 2010.

Holotypus cum isotypis (11): Казахстан, «Tarbagatai, 25 VIII 1841, N 457, [fr. immat.], A. Schrenk».

150. *B. linczevskii* M. Pimen. et Sdobn. 1983, Опред. раст. Средн. Азии, 7, Appendix: 371.

Isotypi (2): «Таджикистан, бас. р. Сурхоб, хр. Петра I, сев. склон в районе пер. Камчирак, в экзохорднике, 2400 м над ур. м., 12 VIII 1975, № 1126, [пл.], М. Г. Пименов».

Typus — MW (Губанов, 1993).

151. *Cachrys didyma* Regel, 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 601. [*Prangos di dyma* (Regel et Schmalh.) M. Pimen. et V. Tichom.].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Таджикистан, «Turkestan, Могол-тау, 20 IV 1868 [fr. immat.], Seversoff».

Имеются 6 синтипов.

152. *C. herderi* Regel, 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 601. [*Prangos herderi* (Regel) Herrnst. et Heyn.].

Holotypus: Казахстан, «Холмы близ Кара-Чеке, Kara Tchek Alatavicus, [пл.], Semenov».

153. *C. korolkowii* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 602. [*Prangos ammophila* (Bunge) M. Pimen. et V. Tichom.].

Holotypus cum isotypo: Узбекистан, «Chiva, между Хала Аты и Адам Кирбулган, 30 VI 1843, [цв.], Korolkov et Krause».

154. *C. macrocarpa* Ledeb. 1829, Fl. alt.: 364. [*Prangos ledebouri* Herrnst et Heyn.].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Казахстан, «228 Altai. In campestribus et collibus apricis petrosis a fortalitio Buchtarminsk orientem versus usque ad montes Dolen-Kara et Arcaul[fr.], Meyer, 1826».

Имеются 9 синтипов.

155. *C. odontalgica* Pall. 1776, Reise 3, Anhang: 720.

Isotypus: Казахстан, «In salsis sgualidis ad Jaikum et circa Kutschum rivum».

Во «Флоре СССР» (Шишкин, 1950) указано, что тип этого вида находится в Лондоне. Этикетка на гербарном листе написана рукой Палласа. Ввиду того что материал из Лондона получить невозможно, мы предполагаем, что имеем изотип этого вида.

156. *C. vaginata* Ledeb. 1829, Fl. Alt. 1 : 366. [*Schrenkia vaginata* (Ledeb.) Fisch. et Mey.].

Holotypus cum isotypis (6): Казахстан, «Altai, 229. In rupestribus montis Dolen-Kara. Medio Maji mentis, 1826, [fr.] C. A. Meyer».

157. *Carum aphanopleurae* K.-Pol. 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3, 18 : 69. [*Aphanopleura leptoclada* (Aitsch. et Hemsl.) Lipsky].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Узбекистан, «Южная Бухара по местам между посевами, часто около кишл. Наушахар. Ширабадская долина, 24 VI 1916. № 130, [пл.], I. Popov».

Имеются 4 синтипа.

158. *C. apiculatum* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 2 : 358. [*Oedibasis apiculata* (Kar. et Kir.) K.-Pol.].

Lectotypus cum isolectotypis (3) (Vinogradova, h. l.): Казахстан, «In arenosis inter montes Arganaty et fontem Tschingildy nec non ad fl. Lepsa, VII 1841, [fl.], Karelin et Kirilov».

159. *C. atrosanguineum* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 2 : 359.

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Казахстан, «In rupibus umbrosis summarum alpium Al atau [ad fl. Lepsa et Sarchan], N 1510, [fl. et fr. immat.], Karelin et Kirilov».

Isolectotypus — MW (Губанов, 1993).

160. *C. bupleuroides* Schrenk, 1845, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. (Petersb.) 3 : 305. [*Hyalolaena bupleuroides* (Schrenk) M. Pimen. et Kljuykov].

Holotypus cum isotypis (7): Казахстан, «Songarei. Balchasch, 16 VI 1843, N 3576, [fr.], Schrenk».

161. *Chamaesciadium albiflorum* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 2 : 360. [*Schulzia albiflora* (Kar. et Kir.) M. Pop.].

Isolectotypi (10): Казахстан, «In herbidis subalpinis et alpinis Alatau ad fl. Sar chan. 1841, N 1514, [fl. et fr. immat.], Karelin et Kiriloff».

Lectotypus — MW (Губанов, 1993).

162. *Conioselinum latifolium* Rupr. 1860, in Osten-Saken et Ruprecht Sert. tiansch.: 48.

Holotypus: Киргизистан, «In regione sylvatica jugi Thian-Schan. Molda-asu-Schlucht, 12 VIII 1867, [fr. immat.], Fr. Osten-Sacken».

163. *C. schugnanicum* B. Fedtsch. 1902, Тр. Бот. муз. АН СССР, 1 : 135.

Lectotypus cum isolectotypis (7) (Vinogradova, h. l.): Таджикистан, «Plantae Turkestanicae. Proc. Schugnan in valle fl. Gunt (Шугнан: в долине р. Гунт: Ривак), 29 VII 1901, [fl. et fr. immat.], O. et B. Fedtschenko».

Имеется 1 синтип.

164. *Cryptodiscus ammophilus* Bunge, 1854, Mem. Sav. Etr. Petersb. 7 : 315. [*Prangos ammophila* (Bunge) M. Pimen. et V. Tichom.].

Holotypus cum isotypis (2): Узбекистан, «Alexandri Lehmann. Reliquiae botanicae. Im Flugpuch des Bat-kak-kum, 21 VI 1842, N 567, [fl.], Al. Bunge».

165. *C. arenarius* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 594. [*Prangos arenaria* (Schischk.) M. Pimen. et V. Tichom.].

Holotypus cum isotypo: Казахстан, «Муюнкум, юго-восточная часть, безводные грядово-бугристые пески. Мозаичный пестро-полынно-злаковый комплекс, 14 VI 1935, [зр. пл.], А. Гаель, М. Коликов».

166. *C. cachroides* Schrenk, 1841, Enum. pl. 1 : 65. [*Prangos cachroides* (Schrenk) M. Pimen. et V. Tichom.].

Holotypus: Казахстан, «Songoria, 1840, [fr.], Schrenk».

На гербарном листе отсутствует само растение. Зрелые плоды его находятся в пакетах.

167. *C. rutaefolius* Bunge, 1854, Mem. Sav. Etr. Petersb. 7 : 314. [*Prangos cachroides* (Schrenk) M. Pimen. et V. Tichom.].

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Казахстан, «Alexandri Lehmann. Reliquae botanicae, № 566, Al. Bunge». Протолог: «№ 566 Hab. auf der Lehmsteppe zwischen dem Kuwan und Syr-Darja 9 maj (flor.); Haufig in sande bei Malibasch am Syr-Darja, 13 maj 1842 (deflor.); zwichen Malibasch und dem see Aigirak auf Lehmflachen und Sand hugeln am Syr-Darja und Aigirak-see 15 maj 1842 (c. fructu juniore)».

Имеются 2 синтипа.

При выборе лектотипа *C. rutaefolius* Bunge мы встретились с рядом трудностей. При описании нового вида по сборам А. Лемана в протологе под № 566 А. Бунге привел три пункта сбора растений с датами 9, 13 и 15 мая 1842 года. В гербарии мы нашли 3 экземпляра этого вида с печатными этикетками «Alexandri Lehmann. Reliquae botanicae, № 566, Al. Bunge». Однако ни на одной из этих этикеток не указано место сбора растений. При выборе лектотипа мы руководствовались фенофазой растений, указанной Бунге в протологе при каждом пункте сбора, по которой хорошо различаются растения на трех гербарных листах. В качестве лектотипа мы выбрали экземпляр с растением, на котором цветки отцвели и на этикетке рукой А. Бунге написано латинское название нового вида. Этому гербарному листу в протологе соответствует следующий текст: «Haufig im sande bei Malibasch am Syr-Darja, 13 may 1842, (deflor.)», два других гербарных образца, датированные 9 и 5 мая, мы отнесли к синтипам.

168. *C. transcaspicus* Korov. 1950, Фл. Туркм. 5 : 198, nom. invalid., descr. ross. [*Prangos didyma* (Regel) M. Pimen. et V. Tichom.].

Topotypi (3): «Туркмения. Юго-восточные Каракумы. Такыры между Имам-Назаром и Как-Дукча, 22 VI 1926, № 843, 845, 850, [цв.], Е. Коровин».

Typus — TAK (Коровин, 1950).

169. *Danaa denaensis* (B. Fedtsch.) Schischk. 1950, Фл. СССР : 593. [*Sphaerosciadium denaense* (Schischk.) M. Pimen. et V. Tichom.].

Holotypus cum isotypis (2): Узбекистан, «Бухарское ханство, юго-западные отроги Гиссарского хребта, ущ. р. Сангардак, восточный склон у мельн. Нилю, 22 V 1913, № 1742 [пл.], А. И. Михельсон».

В протологе Б. К. Шишкин (1950) указал дату сбора «4 июня» по новому стилю. В то же время на стр. 225 в примечании он пишет: «Растение собиралось один раз и притом в плодах — 5 июня». Видимо здесь дата сбора приведена ошибочно. В гербарии (LE) мы обнаружили только три гербарных листа этого вида, этикетки которых соответствуют протологу, а дата сбора растения — 22 мая — дана по старому стилю. Таким образом, этикетка на листе голотипа во всем соответствует протологу.

170. *Daucus golickeanus* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 599. [*Schrenkia golickeana* (Regel et Schmalh.) B. Fedtsch.].

Holotypus: Казахстан, «Syr-Darja, April, 1874, [fl.], Golike».

171. *Deverra korolkovii* Regel et Schmalh. 1878, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2 : 589. [*Trachyspermum ammi* (L.) Sprague].

Holotypus cum isotypo: Узбекистан, «Chiwa, 1873. Culta, [fr.], Korolkov et Krause».

172. *Dorema aitchisonii* Korov. ex M. Pimen. 1983, Опред. раст. Средн. Азии, 7 : 377.

Topotypus: «Туркменистан, Бадхыз, окр. оз. Ер-ойлан-дуз, 28 IV 1964, № 294, В. П. Бочанцев и др.».

Holotypus — TAK (Королева, 1951).

173. *D. badhysi* M. Pimen. 1983, Опред. раст. Средн. Азии, 7 : 379.

Paratypi (2): Туркменистан, «между Акробадом и Ишим-Чешме, песчаная степь, 10 V 1985, № 744, S. Korshinsky».

Один из паратипов размещен на двух листах гербария: на одном растение с плодами, на другом только лист растения. Другой паратип с той же этикеткой имеет № 3076.

Голотип из Афганистана находится в общем секторе гербария LE (Пименов, 1988). Три паратипа в гербарии MW (Губанов, 1993).

174. *D. balchanorum* M. Pimen. 1983, Опред. раст. Средн. Азии, 7 : 378.

Paratypus: «Туркменистан, Б. Балханы, щебнистые предгорья близ Меулям, склон к Согурсу, 700 м, 24 V 1929, № 51, [цв.], Е. Бобров, А. Ярмоленко».

Растение размещено на двух гербарных листах: на одном только соцветие, на другом лист растения. Голотип и другой паратип — MW (Губанов, 1993).

175. *D. hyrcanum* K.-Pol. 1921, Бот. мат. (Ленинград), 2 : 67.

Lectotypus (Пименов, 1988): Туркменистан, «Закаспийская область, подъем на Сюнт, 14 V 1916, № 169, [цв.], Б. А. Федченко».

Имеются 11 синтипов.

Лектотип размещен на трех гербарных листах.

176. *D. kopetdagense* M. Pimen. 1983, Опред. раст. Средн. Азии, 7 : 378.

Paratypus: «Туркмения. Центр Копет-Даг, 35 км западнее Ашхабада. Сухие каменистые склоны ущелья Чули, 15 V 1963, № 281, [цв.], И. А. Губанов».

Topotypus: «Туркмения. Западнее г. Ашхабада. Фирюзинское ущелье, 22 V 1952, [цв.], Н. Цвелев».

Голотип и изотип — MW (Губанов, 1993).

177. *D. sabulosum* Litv. 1922, Список раст. герб. русск. флоры, 8 : 2.

Lectotypus (Vinogradova, h. l.): Туркменистан, «Закаспийская обл., Мервинский уезд, пески бл. станции железной дороги Караул-Кую, 6 V 1911, [цв.], exs. N 2404a, с; Н. Андреев».

Имеются 4 синтипа (зрелые плоды).

Syntypi (4) — MW (Губанов, 1993, «Isotypi»).

Изданный в виде эксикат материал по виду *D. sabulosum* Litv. имеет одну дату сбора, хотя экземпляры с цветками и плодами не могли быть собраны в одно время 6 мая. Автор названия вида Д. И. Литвинов обозначил гербарные экземпляры с цветками и плодами буквами латинского алфавита «a», «b», «c». Таким образом, образцы под номерами 2404a, 2404b, 2404c являются синтипами. В качестве лектотипа мы выбрали экземпляры с цветками и листьями. Лектотип размещен на 6 гербарных листах (на двух — соцветия, под № 2404a; на четырех — листья, под № 2404c). Остальные гербарные образцы с плодами мы отнесли к синтипам. Согласно Губанову (1993), в гербарии MW имеются 4 изотипа этого вида. Среди них следует выделить изолектотип и синтипы.

178. *D. songoricum* Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 2 : 365. [*Ferula dubjanskyi* Korov.].

Lectotypus cum isolectotypis (5) (Vinogradova, h. l.): Казахстан, «In collibus sabulosis inter fontem Sassyk-pastau et montes Arganaty 1841, N 1542, [fl.], Karelin et Kirilov».

179. *Elaeosticta seravschanica* Kljuykov et M. Pimen. Бот. журн. 1979, 64, 9 : 1312.

Holotypus: «Uzbekistania. Jugum Seravschanicum inter pagum Tersak et trajectum Aman-Kutan, 23 V 1971, N 347, [fl.], M. Pimenov et al».

Имеются 2 паратипа.

Изотип и 2 паратипа — MW (Губанов, 1993).

180. *Eryngium karatavicum* Iljin, 1936, Feddes Repert. 39 : 220.

Holotypus cum isotypo: Казахстан, «Горы Каратау. Щебнистый склон Кольдененсая, у вершины, 8 VIII 1934, [пл.], M. M. et E. M. Iljin».

181. *E. macrocalyx* Schrenk, 1841, Enum. pl. 1 : 60.

Holotypus cum isotypis (5): Казахстан, «In deserti ad fl. Kunasch, [fr.], 17 VII 1840, A. Schrenk».

182. *Euryangium sumbul* Kauffm. 1870, Изв. Общ. любит. естествозн., антроп., этногр. 8, 1 : 392. [*Ferula sumbul* (Kauffm.) Hook. f.].

Holotypus: Узбекистан, «Turkestan, Магианские горы, 28 V 1869 [lamina foliaris et radix], Б. Федченко».

Тип этого вида размещен на трех гербарных листах. Однако растение не представлено на них целиком: на одном листе только корни, на двух других — листья. Автор названия вида Н. Н. Кауффман разъясняет в протологе, что из живых корней этого вида, собранных Б. А. Федченко в Магианских горах в 1869 г., он вырастил в московском ботаническом саду растения, изображение которых и дал при первоописании на таблицах 7 и 8.

Выражаю глубокую благодарность сотрудникам отдела Гербарий БИН РАН Т. В. Егоровой и О. В. Черневой за помощь при выполнении этой работы.

Исследование, представленное в данной публикации, осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49793).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* (*Umbelliferae*) Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 1. *Angelica—Hyalolaena* // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 3. С. 95—102.

Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* (*Umbelliferae*) Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 2. *Hymenolaena—Seselopsis* // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 4. С. 53—61.

Гельдиханов А. М. Новые таксоны рода *Bunium* (*Apiaceae*) из Туркмении // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 11. С. 1558—1565.

Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений гербария Московского университета (MW). М., 1993. 155 с.

Коровин Е. П. Род *Cryptodiscus* Schrenk // Флора Туркмении. Л., 1950. Т. 5. С. 198—200.

Королева К. М. Род *Dorema* D. Don. // Флора СССР. М.; Л., 1951. Т. 17. С. 155—165.

Пименов М. Г. Монографическая ревизия рода *Dorema* D. Don. (*Umbelliferae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 2. С. 76—90.

Шишкин Б. К. Род *Cachrys* L. // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 254—263.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 V 1998

SUMMARY

The third part of the list of type specimens of *Apiaceae* taxa from Middle Asia is presented. The protologue, herbarium label, type category and the present-day name for 52 species from 21 genera are established. The largest genera cited in the list are *Dorema* (7 species), *Cachrys* (6), *Bunium* (5), *Cryptodiscus* (5), *Carum* (4).

УДК 581.527.5 : 582.893

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 3

© **М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков**

ЮЖНАЯ ГРАНИЦА АРЕАЛА РОДА *CONIOSELINUM* (*UMBELLIFERAE*) ПРОХОДИТ В ГИМАЛАЯХ

M. G. PIMENOV, E. V. KLJUYKOV. SOUTHERN AREA BORDER OF *CONIOSELINUM* (*UMBELLIFERAE*) GETS THROUGH THE HIMALAYA

Показана идентичность гималайского вида *Selinum papyraceum* C. B. Clarke и памиро-алайского *Conioselinum schugnanicum* B. Fedtsch. Вид принадлежит к роду *Conioselinum*, который таким образом впервые указывается для Афганистана, Пакистана и Индии. Предложена новая номенклатурная комбинация. Составлен ареал вида *C. papyraceum*.

Ключевые слова: *Conioselinum*, Гималаи, Афганистан, Пакистан, Индия.

В данной работе обосновывается отнесение одного критического гималайского вида сем. *Umbelliferae* к роду *Conioselinum* Hoffm., в результате чего ареал последнего значительно расширяется в южном и юго-восточном направлении, захватывая Западные Гималаи и восточный Афганистан.

По современным представлениям (см., например, Pimenov, Leonov, 1993) род *Conioselinum* насчитывает 10—12 видов, распространенных в Евразии и Северной Америке (на юг до Мексики). В североамериканской флоре признается наличие 4 видов, в том числе одного общего с Евразией (Kartesz, Kartesz, 1980); точное число видов в Евразии установить трудно, так как некоторые из них очень близки между собой и признаются в видовом ранге далеко не всеми специалистами. На территории бывшего СССР род представлен главным образом 2 видами — очень широко распространенным *C. vaginatum* (Spreng.) Thell. (= *C. tataricum* Hoffm., *C. latifolium* Rupr., *C. univittatum* Turcz. ex Kar. et Kir.) и замещающим его на востоке, тоже довольно широко распространенным *C. chinense* (L.) Britton, Sterns et Pogenb., который встречается не только в Восточной Азии, но и в Северной Америке (откуда и описан, несмотря на видовой эпитет). В Прибайкалье полностью в пределах ареала *C. vaginatum* встречается *C. longifolium* Turcz., отличия которого от этого симпатрического вида выдержаны только в некоторых районах (Пименов, 1996). Остальные известные евразиатские виды имеют ограниченные ареалы южнее ареалов упомянутых видов. Таковы *C. schugnanicum* B. Fedtsch. в Памиро-Алае, *C. jeholense* (Nakai et Kitag.) Pimenov в области «маньчжурской флоры» и *C. morrissonicola* Hayata на о-ве Тайвань.

Данная заметка посвящена сопоставлению среднеазиатского вида *C. schugnanicum* и афгано-гималайского вида *Selinum papyraceum* C. B. Clarke (*Cortia papyracea* (C. B. Clarke) Leute) и установлению их идентичности.

Ареал *C. schugnanicum* охватывает хребты Зеравшанский, Гиссарский, Алайский, Каратегинский, Шугнанский, Ваханский и другие хребты таджикского Бадахшана, а также Памир (Пименов, 1983; Коровин и др., 1984) и как бы обрывается в долине р. Пяндж на современной афгано-таджикской границе. Эта граница ареала не имеет ботанико-географического объяснения. Такая ситуация уже встречалась нам ранее при изучении разных родов зонтичных Средней Азии. Удалось установить идентичность *Pachypleurum linearilobum* Korovin и *Ligusticum steineri* Podlech (Пименов, 1982), *Seseli mucronatum* (Schrenk) Pimenov et Sdobnina и *Ligusticum thomsonii* C. B. Clarke (Pimenov, 1995), *Schulzia albiflora* (Kar. et Kir.) Popov и *Ligusticum baltistanicum* H. Wolff (Pimenov, Kljuykov, 1995), *Ferula botschanzevii* Korovin и *F. pachycaulis* Rech. f. (Пименов, Клюйков, 1996). Эти идентификации вполне естественны, с точки зрения ботанической географии региона, и независимое описание одних и тех же видов под разными названиями и нередко в разных родах имеет только историко-политическое объяснение. Сейчас возможности сравнения родственных таксонов по разные стороны бывшего «железного занавеса» неизмеримо возросли, в том числе и путем изучения в полевых условиях. Это должно дать более реальную картину биоразнообразия и его распределения в районах, пересекаемых государственными границами.

В процессе сопоставления *Conioselinum schugnanicum* с различными видами зонтичных Афганистана, Пакистана и Индии из «родства *Ligusticum* L. и *Selinum* L.» мы установили идентичность этого вида и *Selinum papyraceum*.

Этот последний вид был описан из Гималаев («от Балтистана [т. е. территории, довольно близко граничащей с Памиром] до Кашмира и Сиккима»). Указание последнего района, находящегося, как известно, уже в Восточных Гималаях, более чем сомнительно; вернее всего это просто стандартная этикетка коллекции C. B. Clarke. Видимо, вид описан либо из Балтистана, либо из соседнего Кашмира. E. Nasir (1972) указывает в качестве типовой местности именно Кашмир, а P. K. Mukherjee и L. Constance (1993) — еще более точно — Pahlgam в соответствии с этикеткой типовых сборов. Вид включен во флоры Западного Пакистана (Nasir, 1972), Индии (Mukherjee, Constance, 1993) и во «Flora Iranica» (Hedge, Rechinger, 1987). В последнем издании, где вид рассматривается в роде *Cortia* DC. и приводится, в частности, для Вахана и афганского Бадахшана, высказывается справедливое недоумение: «It is surprising that no species of *Cortia* seem to have been recorded within the URSS» (Hedge, Rechinger, 1987 : 363).

Первоначальное отнесение вида к *Selinum* является чисто формальным, как и в случае многих южных видов, причислявшихся к этому роду. *Selinum*, видимо, является монотипным или олиготипным родом. Типовой вид *S. carvifolia* (L.) L. распространен от Западной, Центральной и Северной Европы до Западной Сибири. Среднеазиатские виды, описанные в роде *Selinum*, позже оказались несходными с ним по многим признакам и были выделены в особые роды *Sphaenolobium* Pimenov (Пименов, 1975) и *Karatavia* Pimenov et Lavrova (Лаврова и др., 1987).

Для Гималайской области приводится как минимум 7 видов *Selinum*, причем они весьма несходны между собой по многим важным признакам, включая карпологические. У некоторых видов наблюдаются рассеченные листочки обертки, а в мерикарпиях нет ложбиночных и комиссуральных канальцев, у некоторых развиты все ребра мерикарпиев, тогда как у других крыловидны только краевые ребра. Их объединение в *Selinum* (incl. *Cnidium* Cuss. ex Juss.) в противоположность другим, столь же несходным между собой видам, объединяемым в *Ligusticum*, обосновывается таким формальным признаком (и притом единственным), как число ложбиночных канальцев — одиночных у *Selinum* и расположенных по 3 у *Ligusticum* (Leute, 1969, 1970). Надо отметить, что у многих таксонов, в частности у *Conioselinum* (который при сопоставлении *Ligusticum* и *Selinum* просто не рассматривается), число канальцев варьирует не только в пределах хорошо обособленного естественного рода, но даже в пределах некоторых видов. Недостаточность такого признака, как число секреторных канальцев в мерикарпиях, для разграничения родов *Umbelliferae* подчеркивалась еще С. Г. Тамамшян (1945).

Часть гималайских видов *Selinum* была описана в роде *Cortia* или перенесена в него, некоторые другие были описаны в роде *Oreocome* Edgew., теперь мало кем признаваемом. Для *Selinum papyraceum* единственная номенклатурная комбинация была предложена в роде *Cortia* (Leute, 1969); она была принята только во «Flora Iranica». Поэтому для выяснения родства этого вида необходимо сопоставление с родами *Selinum*, *Conioselinum* и *Cortia*.

Плоды *Selinum papyraceum* описаны в литературе (Nasir, 1972; Hedge, Rechinger, 1987) в самых общих чертах, без необходимых деталей. Ниже мы даем описание плодов этого вида, основанное на типовом материале, в стандартной форме, принятой в нашей лаборатории. Плоды овальные, слегка сжатые со спинки. Зубцы чашечки незаметные. Подстолбия прижато-конические. Стилодии около 1 мм дл., отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. Мерикарпии 4.5—4.7 × 2.2—2.4 мм. Все ребра крыловидные, краевые более широкие. На поперечном срезе (рис. 1) экзокарпий из

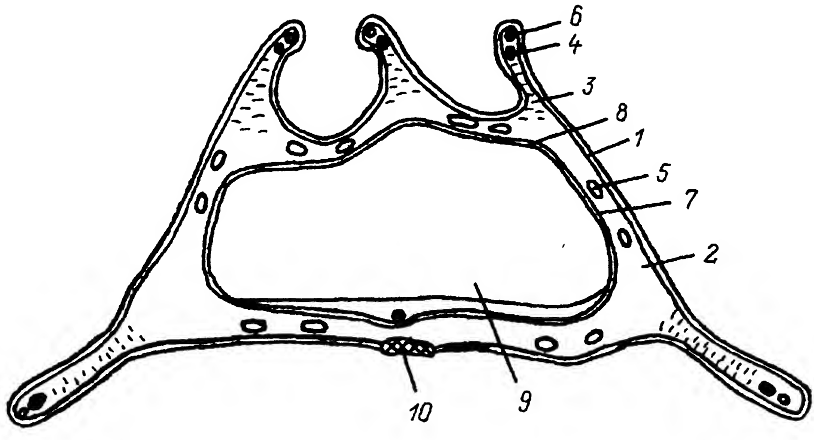


Рис. 1. Поперечный срез мерикарпия *Conioselinum papyraceum* (*Selinum papyraceum*).

1 — экзокарпий, *2* — мезокарпий, *3* — аэренхима мезокарпия, *4* — проводящие пучки, *5* — ложбиночные секреторные канальцы, *6* — реберные секреторные канальцы, *7* — эндокарпий, *8* — семенная оболочка, *9* — эндосперм, *10* — склеренхима комиссуры.

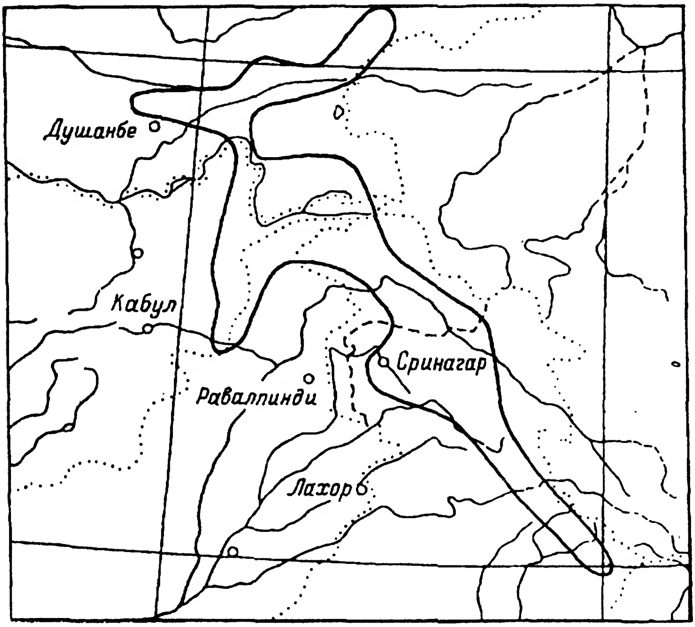


Рис. 2. Карта ареала *Conioselinum papyraceum*.

сравнительно крупных тонкостенных клеток, прерывается близ спайки (комиссура узкая). Мезокарпий из паренхимных тонкостенных клеток, а в ребрах — из аэренхимных клеток с тонкими оболочками и щелевидными порами. Проводящие пучки тонкие и расположены в дистальной части ребер. Секреторные канальцы по 2—3 в ложбинках и 3—4 на комиссуральной стороне. Реберные секреторные канальцы мелкие, одиночные, в дистальной части ребер. Эндокарпий однослойный, из крупных клеток с тонкими, слегка одревесневшими оболочками. Семенная оболочка из мелких клеток. Эндосперм с комиссуральной стороны плоский.

Это описание почти полностью совпадает с описанием плодов *Conioselinum schugnanicum* (Лаврова и др., 1983: рис. 3, *А*) с одним исключением. В этой работе экзокарпий плодов *C. schugnanicum*, как и других видов *Conioselinum*, показан прерывающимся у концов краевых ребер. Другие авторы (Горовой, 1966; Suk et al., 1974; Пименов, 1998) показали, однако, что у видов *Conioselinum* комиссура узкая и это можно считать одним из типичных карпологических признаков рода.

G.-H. Leute (1969) исключил *Selinum papyraceum* из рода *Selinum*, по всей видимости, из-за строения секреторной системы плодов этого вида — не одиночных ложбиночных канальцев, как этого требовала принятая им концепция рода. Не отнеся при этом *S. papyraceum* к *Ligusticum*, он включил вид в род *Cortia*. Но типовой вид *Cortia* (*C. depressa* (D. Don) C. Norman) представляет собой высокогорное, прижатое к земле, бесстебельное растение, габитуально весьма несходное с *Selinum papyraceum* и другими видами «*Selinum*» Гималаев, а также и с видами рода *Conioselinum*. Листочки оберточек у *Cortia depressa* рассеченные. Плоды *C. depressa* (Leute, 1969; Farille et al., 1985) уплощенные со спинки, с широкими краевыми и значительно слабее развитыми спинными ребрами, одиночными ложбиночными секреторными канальцами, проводящими пучками, расположенными у основания ребер. К сожалению, цитированные авторы ничего не сообщают о ширине комиссуры мерикарпиев этого вида.

Итак, мы переносим вид *Selinum papyraceum* в род *Conioselinum* с предложением новой номенклатурной комбинации, поскольку *C. schugnanicum* был описан значительно позже.

Conioselinum papyraceum (C. B. Clarke) Pimenov et Kljuykov, comb. nov. — *Selinum papyraceum* C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2 : 701; M. Hiroe, 1958, Umbell. Asia 1 : 156; Nasir, 1972 in Fl. West Pakist. 20 : 117, fig. 35, *D—G*; M. Hiroe, 1979, Umbell. World: 1310; P. K. Mukh. & Constance, 1993, Umbell. India: 179. — *Cortia papyracea* (C. B. Clarke) Leute, 1969, Ann. Naturhist. Mus. Wien, 73 : 84; Hedge et Rech. f. 1987 in Fl. Iran. 162 : 363, tab. 294 (Typus: India «From Baltistan and Kashmir to Sikkim. Pahlgam, alt. 8000—12000 ft. 4 IX 1875, C. B. Clarke, 31047» holo — K!) — *Conioselinum schugnanicum* B. Fedtsch. 1902, Acta Bot. Mus. Acad. Sci. St.-Peterb. 1 : 131; О. и Б. Федч. 1909, Консп. фл. Туркест. 3 : 98; Шишк., 1951, Фл. СССР, 17 : 4; Иконн., 1963 Опр. фл. Памира: 189; он же, 1979, Опр. сосуд. раст. Бадахшана: 265; Пимен., 1983, Консп. фл. Ср. Аз. 7 : 269; Коровин и др., 1984, Фл. Тадж. 7 : 146 (Тип: «В долине р. Гунт близ Ривака, по кустарникам у речек. 29 VII 1901. Б. Федченко» «От укрепления Хорог до кишл. Ривак, по арыкам и ручьям в кустарниках. 29 VII 1901, он же» «В долине Тогуз-Булак от уроч. Ванкала (на Гунте) до уроч. Джиланды. 21—31 VII 1901, он же» syn — LE).

Распространение: Киргизия, Таджикистан, Афганистан, Пакистан, Индия (рис. 2). Вероятно, может быть найден и в Китае (Синьцзян), но пока никем не указывался для этой страны.

Таким образом, мы возвращаемся в значительной степени к точке зрения О. А. Федченко (1903), которая, на основании определения В. И. Липским сборов Паульсена указывала *Selinum papyraceum* для Памира.

Итак, как нам представляется, одним явно критическим видом «*Selinum*» становится меньше, а во флорах Афганистана, Пакистана и Индии добавляется еще один вид зонтичных с ареалом голарктического типа. Однако предстоит еще переисследовать таксономию нескольких других видов этой группы в сопоставлении с известными для региона родами зонтичных, а может быть и описать из Гималаев новые таксоны родового ранга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горовой П. Г. Зонтичные (сем. *Umbelliferae* Moris.) Приморья и Приамурья. М., 1966. 295 с.

Коровин Е. П., Пименов М. Г., Кинзикаева Г. К. Зонтичные — *Umbelliferae* // Флора Таджикской ССР. М.; Л., 1984. Т. 7. С. 10—214.

Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Описание и анализ строения плодов зонтичных трибы *Ligusticeae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 2. С. 107—122.

Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Девяткова Г. Н. Использование кластер-анализа для выявления таксономических отношений видов подтрибы *Foeniculinae* (*Umbelliferae*) флоры СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 1. С. 25—38.

Пименов М. Г. Sphaenolobium M. Pimen. — новый род зонтичных из Средней Азии // Новости сист. высш. раст. 1975. Т. 12. С. 238—245.

Пименов М. Г. Два новых рода *Umbelliferae* из группы *Ligusticeae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 1. С. 111—117.

Пименов М. Г. Umbelliferae — Зонтичные // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 167—322.

Пименов М. Г. Семейство *Apiaceae*, или *Umbelliferae* — Сельдерейные, или Зонтичные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 123—194.

Пименов М. Г. Что такое *Peucedanum wolffianum* (*Umbelliferae*)? // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 80—84.

Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Таксономические и номенклатурные заметки о некоторых видах *Ferula* (*Umbelliferae*) Ирана, Туркмении, Таджикистана и Афганистана // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 58—62.

Тамамшян С. Г. О ценности некоторых диагностических признаков в сем. зонтичных // Сов. ботаника. 1945. Т. 13. № 4. С. 3—12.

Федченко О. А. Флора Памира (собственные исследования 1901 г. и свод предыдущих). СПб., 1903. 105 с.

Farille M. A., Cauwet-Marc A.-M., Malla S. B. Apiaceae himalayenses. III // Candollea. 1985. Vol. 40. С. 509—562.

Hedge I. C., Rechinger R. H. Cortia DC. // Flora Iranica. 1987. Lfg. 162. S. 362—364.

Kartesz J. T., Kartesz R. Apiaceae // A synonymized checklist of the vascular flora of the United States, Canada, and Greenland. New York, 1980. P. 31—38.

Leute G.-H. Untersuchungen über den Verwanstschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). I Teil // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1969. Bd 73. S. 55—98.

Leute G.-H. Untersuchungen über den Verwanstschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). II Teil // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1970. Bd 74. S. 457—519.

Mukherjee P. K., Constance L. Umbelliferae (*Apiaceae*) of India. Dehli, 1993. 279 p.

Nasir E. Umbelliferae // Flora of West Pakistan. Karaçhi, 1972. Vol. 20. P. 1—169.

Pimenov M. G. The identity of *Ligusticum thomsonii* C. B. Clarke (*Umbelliferae*) // Kew Bull. 1995. Vol. 50. N 2. P. 413—415.

Pimenov M. G., Kljuykov E. V. Notes on Himalayan *Schulzia* (*Umbelliferae*) // Kew Bull. 1995. Vol. 50. N 3. P. 637—644.

Pimenov M. G., Leonov M. V. The genera of the *Umbelliferae*. A Nomenclator. Kew, 1993. 156 p.

Suk Ki-Tock, Nitta A., Konoshima M. Studies on origin of Japanese Chuanxiong. V. *Conioselinum* // J. Pharm. Soc. Japan. 1974. Vol. 94. N 10. P. 1265—1269.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Получено 30 IV 1998

SUMMARY

The identity of Himalayan species *Selinum papyraceum* and *Conioselinum schugnanicum* from Pamiro-Alai Mts. (Middle Asia) has been established. The species is to be referred to *Conioselinum*. A new nomenclatural combination has been proposed. The map of area has been compiled. *Conioselinum* is indicated for the first time for Afghanistan, Pakistan and India.

УДК 582.998 (23 : 181) (235.22)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 3

© А. И. Пяк

ОСОБЕННОСТИ ВЫСОТНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ *BRACHANTHEMUM BARANOVII* (*ASTERACEAE*) В СВЯЗИ С ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМИ СОБЫТИЯМИ НА АЛТАЕ

A. I. PYAK. FEATURES OF ALTITUDINAL DISTRIBUTION OF *BRACHANTHEMUM BARANOVII* (*ASTERACEAE*) IN CONNECTION WITH PLEISTOCENE EVENTS IN ALTAI

Сообщается о результатах изучения географии и экологии узколокального эндемика Центрального Алтая *Brachanthemum baranovii*. Существенно расширены представления о современном распространении этого вида, материалы обобщены в виде карты ареала. Изучены ценотические и экологические особенности вида. Выявлены высотные и экотопологические закономерности в распространении вида. Показано, что такое распределение не может быть объяснено только современными природными условиями Центрального Алтая, и это позволило внести некоторые уточнения в существующие палеогеографические реконструкции эволюции природы региона.

Ключевые слова: *Brachanthemum baranovii*, Центральный Алтай, высотное распространение, плейстоцен.

В последнее время все чаще поднимается вопрос о необходимости нового, междисциплинарного подхода к решению сложной проблемы реконструкции картины развития природы в историческом прошлом. Актуальность этого связана с осознанием ограниченности возможностей методов отдельных научных дисциплин, дающих часто плохо согласующиеся между собой результаты (Палеоклиматы ..., 1989; Ревушкин, Рудой, 1995, и др.). Наглядно это выражается в наличии целого ряда существенных несоответствий, которые либо попросту игнорируются исследователями, либо преодолеваются весьма некорректным, во многом спекулятивным, способом, когда отбираются только те факты, которые удовлетворяют представлениям автора. Возможное решение этой проблемы нам видится в проведении совместных исследований и в более широком привлечении для анализа исходного материала из смежных наук.

В Горном Алтае одним из наиболее интересных районов для подобных исследований является долина р. Катуни в районе устья р. Чуи (Ревушкин, 1995). Уникальность этой территории придают богато представленные здесь ботанические и географические объекты, свидетельствующие о различных событиях прошлого. Так, в растительном покрове сохранились многочисленные реликты разного возраста и происхождения *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch., *Ligularia robusta* (Ledeb.) DC., *Dendranthema sinuatum* (Ledeb.) Tzvel., *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don и др.; присутствуют локальные эндемики Центрального Алтая, отражающие древнейшие связи данной флоры — палеоэндемики *Brachanthemum baranovii* (H. Krasch. et Pol.) Krasch., *Saussurea jadrinzevii* Kryl., *Microstigma deflexum* (Bunge) Juz., особая кальцефильная раса *Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge и последние этапы самобытного автохтонного развития — неоэндемики *Erysimum inense* N. Busch, *Rosa* sp.; интересные, требующие дальнейшего изучения хеморасы рода *Thymus* (Тихонов и др., 1992) и др. Богато представлены здесь и редкие элементы алтайской флоры: *Fritillaria verticillata* Willd., виды рода *Tulipa*, *Campanula dasyantha* Bieb., *Euphorbia rupestris* C. A. Mey., *Allium eduardii* Stearn и др.

Здесь же хорошо выражены разнообразные формы рельефа — объекты постоянного внимания географов. В первую очередь это одна из интереснейших природных загадок Алтая — высокие террасы Чуи и Катуни, которые стали привлекать к себе внимание исследователей с конца прошлого века. Первое более или менее полное описание их дано в монографии ботанико-географа В. В. Сапожникова (1901) «Катунь и ее истоки». В ней же дается первое аргументированное объяснение их происхождения как следствия развития крупных озер. Позднее высказывались различные, часто альтернативные предположения об их формировании. К примеру, их связывали с древним оледенением (Тюменцев, 1936; Попов, 1962; Окишев, 1974), с колебательными тектоническими движениями территории (Рагозин, 1942), с продолжительным региональным прогибанием Алтая (Ефимцев, 1968), с катастрофическими прорывами ледниково-подпрудных озер межгорных котловин и периодическим прохождением по долинам рек гигантских суперпаводков (Бутвиловский, 1993; Рудой, 1995) и т. д. В последней работе П. А. Окишева (1997) с привлечением целого ряда интересных фактов показано, что проблема происхождения высоких террас еще далеко не решена и требует дальнейших специальных исследований. С террасами непосредственно связаны «слоистые пески» и «ленточные глины», взгляды на происхождение которых не менее дискуссионны.

Таким образом, прошлое этой территории видится весьма противоречивым: от признания значительного покровного оледенения, с одной стороны, до его полного отрицания — с другой. Понятно, что от того, какая из этих крайних гипотез или их промежуточных вариантов будет положена в основу реконструкции истории развития природы в плейстоцене, будут зависеть и интерпретация особенностей современного растительного покрова этой территории, и в конечном итоге рисуемый сценарий эволюции природы в целом.

В настоящее время район устья р. Чуи характеризуется резко континентальным климатом. Здесь наблюдаются очень холодные, малоснежные зимы, а лето жаркое, с повышенным уровнем солнечной инсоляции.

Растительный покров изученного района отличается высокой степенью пространственной неоднородности и характеризуется закономерным сочетанием лесных и степных растительных сообществ. По долинам рек, поверхности высоких террас Чуи и Катуни, склонам южной экспозиции широко распространены горные степи с доминированием *Artemisia obtusiloba* Ledeb., *Agropyron kazachstanicum* (Tzvelev) Peschkova, *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Thymus mongolicus* (Ronn.)

Ronn., *Allium vodopjanovae* Friesen, *Artemisia frigida* Willd., *Potentilla acaulis* L., *Carex duriuscula* C. A. Mey., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., *Koeleria cristata* (L.) Pers. и др. На склонах северной экспозиции развиты лиственничные травяно-зеленомошные леса с примесью *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Picea obovata* Ledeb. в верхнем ярусе. По берегам рек и на галечниках растут тополевые уремы из *Populus laurifolia* Ledeb. На крутых склонах, скалистых расщелинах и на склонах западной и восточной ориентации широко представлены заросли преимущественно степных кустарников *Caragana arborescens* Lam., *C. pygmaea* (L.) DC., *Spiraea hypericifolia* L., *S. trilobata* L., *Pentaphylloides parvifolia* (Fisch. ex Lehm.) Sojak, *Grossularia acicularis* (Smith) Spach, *Berberis sibirica* Pallas, *Cotoneaster uniflorus* Bunge, *Juniperus sabina* L. и др.

Отличительной чертой этой территории является наличие многочисленных известняковых обнажений силурийского периода с весьма самобытным и контрастным растительным покровом, имеющим ярко выраженный реликтовый характер (Пяк, 1995а). Особый интерес из этого кальцефильного флористического комплекса представляет крайне стенотопный реликтовый вид *Brachanthemum baranovii* (Krasch. et Poljak.) Krasch.

Олиготипный род *Brachanthemum* DC. содержит 9—10 (может быть, больше)[1] близкородственных, слабо дифференцированных рас. Ареал рода охватывает довольно обширную территорию Средней и Центральной Азии с пустынными и пустынно-степными условиями. Даже в случаях широкого географического распространения все виды этого рода отличаются весьма изолированными, часто разбросанными на большие расстояния местонахождениями, общее количество которых обычно невелико (Крашенинников, 1949; Цвелев, 1961).

В наиболее аридных районах (Джунгария, Кашгария, южная часть Монгольского Алтая и Гобийский Алтай, хребты Нань-шаня и Алашаня и др.) обитающие здесь виды *Brachanthemum mongolicum* Krasch., *B. nanschanicum* Krasch., *B. mongolorum* Grub. приурочены к полупустынным предгорьям и мелкосопочникам, встречаясь преимущественно по каменистым местообитаниям и иногда переходя на песчаные субстраты (*B. gobicum* Krasch.).

В семиаридных районах северо-западной части ареала виды рода *Brachanthemum* заходят в нижние части среднегорья до высоты 1500 м над ур. м., локализуясь здесь в основном по специфичным местообитаниям. Так, *B. titovii* Krasch. — характерный вид комплекса «пестроцветов», *B. kirghisorum* Krasch. — облигатный петрофит, растущий исключительно на скалистых и щебнистых местообитаниях. *B. kasakhorum* Krasch. произрастает в опустыненных районах Казахского мелкосопочника на глинистых и известняковых склонах, нередко засоленных. *B. fruticulosum* (Ledeb.) DC., расселенный в юго-восточных районах Казахского мелкосопочника на юг от города Семипалатинска до гор Чингиз-тау, растет на каменистых склонах, щебнистых террасах рек, также нередко на более или менее сильно солонцеватых местообитаниях. И наконец, *B. baranovii* — облигатный кальцефит.

Характер ареалов, особенности экологии и систематическая обособленность представителей данного рода позволяют утверждать, что весь комплекс видов представляет собой древнюю филогенетически самостоятельную ветвь эволюции (Савченко, 1949). Не вдаваясь в сложные вопросы происхождения и возраста этих видов, отметим лишь, что ученые достаточно единодушно принимают их как элементы, возникшие на древнесредиземноморской основе, дифференциация которых началась не позднее неогена (Крашенинников, 1949; Грубов, 1972). Согласно Р. В. Камелину (1987), формирование сообществ с доминированием *B. mongolicum* и *B. gobicum*, отнесенных им к флороценотипу центральноазиатских полукустарниково-кустарниковых пустынь, также происходило в неогене. Таким образом, можно согласиться,

---

[1] Не совсем ясен видовой состав брахантемумов, произрастающих на смежной территории Китая, особенно в Синьцзяне, где указано 5 видов (Flora of China Checklist, WWW version. Missouri Botanical Garden. St. Louis, USA).

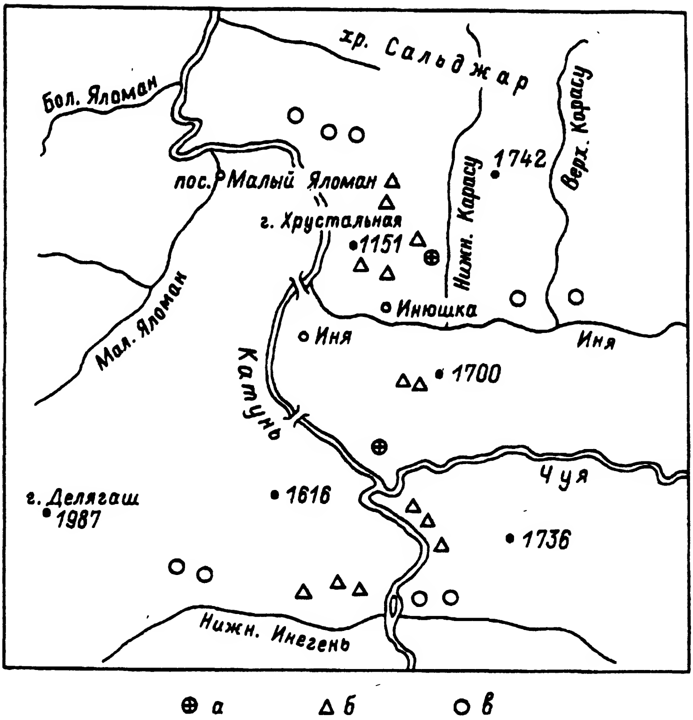


Рис. 1. Распространение *Brachanthemum baranovii* на Алтае.

Местонахождения: *а* — ранее известные, *б* — обнаруженные в результате настоящих полевых исследований, *в* — прогнозируемые.

что формирование большинства видов рода *Brachanthemum* произошло не позднее конца третичного периода и ухудшение климатических условий четвертичного периода они пережили в районах своего современного распространения.

Одним из наиболее редких представителей рода считается *B. baranovii*, включенный в Красные книги РСФСР (Соболевская, 1988) и Сибири (Редкие..., 1980). До наших исследований были известны единичные сборы из следующих пунктов Онгудайского р-на Республики Алтай: устье р. Чуи, на каменистых осыпях Мраморного Бома, 19 VIII 1928, В. Баранов; на южном каменистом склоне долины р. Чуи, на выходах кристаллических известняков близ впадения ее в Катунь, 23 VIII 1929, П. Поляков; устье р. Чуя, скалы, 19 VIII 1950, А. Куминова, Г. Павлова; окр. д. Кулада, скалы, 15 VIII 1951, А. Скворцова; там же, южный степной склон, 6 VIII 1952, А. Куминова, Т. Рыбакова; долина р. Ини, каменистый склон, s. d., А. Куминова, Т. Георгиевская; там же, долина р. Ниж. Карасу, скалы, юго-восточный склон, 16 IX 1986, Т. Ламанова, А. Швидкая; окр. пос. Иня, устье р. Чуя, каменистая степь, 23 IX 1987, Болдырева, Давыда. Несмотря на кажущиеся различия в этикетках, все эти сборы относятся к 3 пунктам, а большая часть является повторными сборами из популяции, обнаруженной еще В. И. Барановым и П. П. Поляковым (рис. 1, *а*). До сих пор считалось, что ареал вида представлен изолированными, весьма малочисленными популяциями (Коропачинский, 1983; Болдырева, 1996). Исключение составляет лишь местонахождение, указываемое А. В. Куминовой и изученное Т. Г. Ламановой в долине р. Ини, точнее ее правого притока — ручья Нижнее Карасу (Ламанова, 1990).

В 1991 г. в результате кратковременной экскурсии на гору Хрустальную (окр. с. Иня, хребет Сальджар) я обнаружил популяцию *B. baranovii*, занимающую площадь около 25—30 га, что сильно поколебало существующее мнение об ареале и состоянии популяций этого вида. В 1995 г. было предпринято специальное исследование растительного покрова известняков Центрального Алтая, в том числе и в районе устья р. Чуи, при этом была обнаружена еще одна изолированная, но весьма многочисленная популяция *B. baranovii*. В результате дальнейшего анализа полученных данных была выявлена интересная закономерность в высотном распределении вида (Пяк, 1995б), а также сформированы определенные представления о его экологии и биологических особенностях. Это позволило на основе изучения крупномасштабных картографических материалов составить карту предполагаемого, гораздо более обширного распространения *B. baranovii* в исследуемом районе (рис. 1, *в*). Для ее проверки во время экспедиционных исследований 1996 г. были изучены контрольные участки на разных берегах Чуи и Катуни, результаты которого полностью подтвердили наши предположения и послужили основой данного сообщения (рис. 1, *б*).

Всего за период 1991, 1995 и 1996 гг. были более или менее детально изучены 18 известняковых обнажений (табл. 1), составлены по ним флористические списки и сделаны геоботанические описания доминирующих растительных сообществ.

Их анализ показал, что основным лимитирующим фактором, ограничивающим более широкое распространение вида, является высокая требовательность к характеру субстрата. Одинаково неблагоприятны для *B. baranovii* как скалы, пусть даже и

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика изученных известняковых обнажений района устья р. Чуи

№ обнажения	Географическая привязка	Площадь, га	Высота над ур. м., м	Крутизна склона, град.	Экспозиция склона	Особенности субстрата
1	Правый берег р. Чуи в 15 км от ее устья	8—10	1000—1200	25—30	Южная	Скально-щебнистый склон
2	Правый берег р. Чуи на водоразделе между реками Чуя и Иня	1—2	1200—1300	45	Юго-западная	Рухляковый склон
3	Правый берег р. Катуни, стрелка р. Чуи	3—4	850—1000	20—30	Юго-юго-западная	Скально-щебнистый склон с локальным развитием рухляка
4	Там же	30—35	900—1500	35—40	Юго-западная	Скалы с развитыми щебнистыми осыпями у подножия
5	Хр. Сальджар, гора Хрустальная, окр. д. Инюшки	25—30	950—1150	45	Юго-юго-восточная	Рухляковый склон
6	Правый борт ручья Нижнее Карасу	4—5	1100—1350	35—40	То же	Ступенчатый рухляковый склон
7	Левый борт ручья Нижнее Карасу, правого притока р. Иня	2—3	1000—1100	30—35	Северо-западная	Скально-рухляковый склон
8	Водораздел между ручьем Нижнее Карасу и р. Катунью	20—25	1200—1400	40—45	Юго-юго-западная	То же
9	Левый берег р. Катуни, окр. с. Малый Яломан	1—2	750—850	35—40	Юго-юго-восточная	Скально-щебнистый склон

№ обнажения	Географическая привязка	Площадь, га	Высота над ур. м., м	Крутизна склона, град.	Экспозиция склона	Особенности субстрата
10	Левый берег р. Катуни напротив пос. Иня	20—25	750—1100	35—40	Восточная	Сочетание скальных, рухляковых и осыпных местообитаний
11	Левый берег р. Катуни выше устья р. Чуи	1—2	900—950	30	Юго-юго-восточная	Скально-рухляковый склон
12	Там же	3—5	900—1000	30—35	То же	Скально-щебнистый склон
13	Левый борт долины ручья Нижняя Инегень	1—2	950—1000	30	Юго-западная	Скально-рухляковый склон
14	Там же	25—30	1250—1450	40	Юго-юго-западная	То же
15	Правый берег р. Катуни выше устья р. Чуи	>100	800—1300	70—75	То же	Скально-рухляковая стена: нижняя часть — скальная (обрывается небольшими уступами до 2—3 м шириной и до нескольких десятков метров высотой), верхняя — рухляковая
16	Там же	30—40	1000—1200	45—50	Юго-западная	Рухляковый склон
17	» »	2—3	950—1050	35—40	Южная	Скальный склон
18	» »	0.4—0.5	950—1000	60	»	Рухляковый склон

трещиноватые, так и мощные рыхлые отложения, т. е. его нельзя назвать ни настоящим хазмофитом, ни видом щебнистых осыпей. Наиболее предпочтительны для него особые рухляковые склоны, которые образуются, когда материнские породы расположены так, что разные по плотности пласты ориентированы вертикально или отклоняются незначительно. В этом случае поверхность формируется за счет дольше сохраняющихся плотных слоев, между которыми сохраняются уже разрушенные более рыхлые массы.

При наличии этих условий *B. baranovii* растет преимущественно на склонах южных экспозиций при крутизне от 30 до 60°; в случаях ступенчатой поверхности может вполне успешно расти и на более крутых склонах, вплоть до почти отвесного, закрепляясь на имеющихся полочках. На более пологих склонах вид может произрастать только тогда, когда не происходит накопления обломочного материала и растительный покров развит фрагментарно. Как правило, этим условиям отвечают гребни и вершины небольших отрогов. Только однажды (обнажение 13) вид отмечался и на северных склонах, но при этом сам останец имел восточную ориентацию относительно отрога более высокого уровня. Выраженная обособленность останца, его малые размеры, крутизна склонов (до 60°), отсутствие на нем сколько-нибудь развитого чехла из обломочных материалов являются причинами его повышенной сухости по сравнению с окружающими территориями и, как следствие, развития здесь растительных группировок с низким проективным покрытием. Этот факт дает нам возможность предполагать, что в более аридных климатических условиях, при ослабленной межвидовой конкуренции, значение ориентации склона уменьшается. Подобное наблюдается и в популяциях, расположенных на пригребневых частях горных отрогов, где отмечается большая экспозиционная вариабельность и развитие отдельных особей по всей поверхности скалистых острых гребней. Косвенно это подтверждается отсутствием жесткой экспозиционной привязки у родственных видов *Brachanthemum* из аридных районов Монголии и Китая (Грубов, 1972, 1982).

Нужно отметить, что сообщества с доминированием *B. baranovii* отличаются стабильно низким общим проективным покрытием (10—15 %). Но учитывая фрагментарность подходящих местообитаний в пределах участка, занимаемого популяцией, можно говорить о достаточно хорошо сформированном сообществе, почти полностью использующем имеющиеся возможности. Об этом же свидетельствует и видовой состав доминирующей группы, который отличается высоким постоянством. Флористический комплекс, зафиксированный в этом сообществе, составляют 73 вида (табл. 2). Примечательно, что наиболее характерные виды имеют специфичный ареал, охватывающий аридные низкогорья и среднегорья Центральной Азии (*Atraphaxis pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach., *Astragalus dilutus* Bunge, *Gueldenstaedtia monophylla*, *Ligularia robusta*, *Physochlaina physaloides*), или являются эндемиками, родственные связи которых легко прослеживаются в тех же районах (*Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge, *Brachanthemum baranovii*, *Microstigma deflexum*). Общим для них является и характер ареала, представленного часто изолированными, значительно удаленными друг от друга участками. Большая часть этих видов систематически четко обособлена и представлена своеобразными жизненными формами. Учитывая доминирование в этих сообществах карликовых, извилистых, сильно разветвленных древесных форм

ТАБЛИЦА 2

Сводная таблица геоботанических описаний растительных сообществ с участием *Brachanthemum baranovii*

Виды	Порядковый номер описания													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Brachanthemum baranovii	4	4	3	5	4	3	4	4	5	4	4	3	4	3
Elytrigia geniculata	3	1	3	4		4	4	3	3	2	2	3	3	2
Artemisia frigida	3	2	2		3	3	3	2	2	2	3	2	3	2
Bupleurum scorzonerifolium	1	2	2			1	2	1	1	3	2	2	2	2
Polygala tenuifolia	2	3	4			2	3	3	3	2	3	3	3	2
Caragana pygmaea		1		2	3	2		2	2	2	2	2	2	2
Gypsophila patrinii				4	4	3	2	2	3	3	2	2	3	2
Chamaerhodos altaica	2	3	2				3	2	2	2	2	3	2	3
Orostachys spinosa	2		2			2	2	4	2	2	4	2	2	2
Galium coriaceum	2	2		2	3	2			2		1	3	2	2
Potentilla acaulis	3		5			1	3	2	2	3	3	2	3	
Youngia tenuifolia				2	2	1		2		2	2	3	2	2
Gueldenstaedtia monophylla		3	3					2	3	4	4	3	4	3
Stipa orientalis						4	3	3	4	4	4	3	4	3
Hedysarum ferganense	2		3	2	4			2	2			2	3	
Polygala sibirica				2	2	2	2	3	3			2		
Thymus mongolicus	2		4					4	1			2	2	2
Heteropappus altaicus	2	2	3			1			3	2	1			
Eritrichium pectinatum	3		3	3				3	1		2			3
Artemisia commutata			3					2		1	2	2	2	
Peucedanum baicalense			2					2	2	2	2	2		
Echinops humilis			3	2	2					3			3	2
Oxytropis sp.		3		3	3					3		2	2	
Goniolimon speciosum						2	2			2	2	2	2	

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Виды	Порядковый номер описания													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Dendranthema sinuatum				2	2			3				2	2	2
Poa stepposa				2	3					2	2	2	2	
Torularia humilis	3	3	3	2				3	3					
Cleistogenes squarrosa			3			1	1		2	3				
Aster alpinus			3	2				3	1				2	
Carex pediformis			4	2				4				2	3	
Echinops ritro	2		4					3	2					
Dianthus versicolor											2	2	2	2
Alyssum obovatum	1		3									1	3	
Saussurea salicifolia					3	1		3	1					
Iris humilis								1		2			3	
Pentaphylloides parvifolia			2	2					1					
Astragalus dilutus						2	3	3						
Saussurea pricei	1	2		2										
Chenopodium aristatum						2	2			1				
Erysimum inense											1	1		2
Spiraea trilobata								3	2			2		
Allium vodopjanovaea				3				2						2
Dracocephalum peregrinum					2							1		
Astragalus sp.						1	1							
Panzeria lanata						1					1			
Allium strictum						1			1					
Kochia prostrata						1					2			
Schizonepeta annua						1	1							
Koeleria cristata	2									1				
Agropyron kazachstanicum	2				4									
Stipa capillata			4							2				
Convolvulus ammanii	2									2				
Stipa pennata	1	4												
Agropyron cristatum			4							2				
Iris potaninii	1		4											
Gentiana pseudoaquatica								2						
Thalictrum foetidum									1					
Chamaerhodos erecta											2			
Scorzonera austriaca											1			
Patrinia rupestris											2			
Ephedra equisetina											2			
Ephedra monosperma	1													
Thalictrum petaloideum			3											
Ceratoides papposa			2											
Berberis sibirica				2										
Orobanche caesia	1													
Patrinia intermedia			1											
Salsola collina						2								
Atraphaxis pungens						1								
Sisymbrium polymorphum						1								
Allium eduardii	2													
Poa altaica	2													
Stipa glareosa	3													

Примечание. Обилие видов приведено по шкале Друде, в которой для сокращения таблицы сделаны следующие замены: unic — 1; sol — 2; sp — 3; cop_1 — 4; cop_2 — 5.

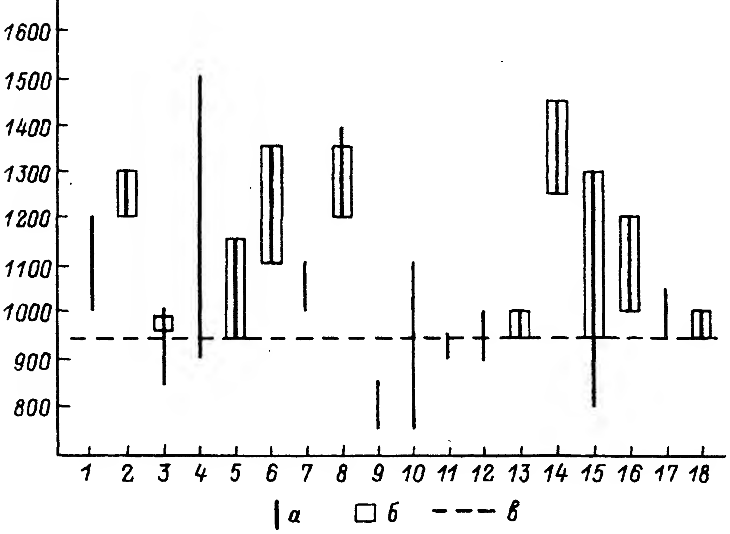


Рис. 2. Высотное распространение известняковых обнажений и популяций *Brachanthemum baranovii* в районе устья р. Чуи.

а — известняковые обнажения, *б* — популяции *Brachanthemum baranovii*, *в* — предположительный максимальный уровень плейстоценового водоема. По оси абсцисс — номера известняковых обнажений соответственно обозначениям в табл. 1; по оси ординат — высота над уровнем моря, м.

(*Brachanthemum baranovii*) и особенно подушковидных полукустарников (*Chamaerhodos altaica*), можно предположить, что мы наблюдаем сильно обедненные дериваты древней нагорноксерофитной растительности, которые господствовали здесь на сухих горных склонах до плейстоценового похолодания.

В связи с этим интересны следующие эколого-фенологические особенности вида. Помимо чрезвычайно узкой стенотопности *Brachanthemum baranovii* существенно отличается от большинства окружающих его степных видов особым ритмом развития. Активизация жизнедеятельности начинается после наступления достаточно устойчивого теплого периода. Развитие идет замедленно, и единичные корзинки начинают распускаться только в конце июля—начале августа. Массовое цветение наступает не ранее второй половины августа, когда по ночам возможны уже заморозки. В аномальном по условиям летнего периода 1997 г. (прохладное и дождливое лето), по нашим наблюдениям, проведенным 29 сентября, еще продолжалось массовое цветение *B. baranovii*. Лишь часть корзинок (около 20 %) были слегка завядшими, но при этом выполненных семянок в них еще не было. Нужно заметить, что ночные заморозки в это время — явление уже самое обычное. Таким образом, нормальное развитие растений, завершающееся формированием зрелых семян, наблюдается, видимо, не часто, а только в отдельные особо благоприятные годы.

Учитывая ограниченные возможности для расселения вида (изолированность известняковых обнажений в районе, крайнюю стенотопность вида, позднее созревание семян и отсутствие у них каких-либо специальных приспособлений, облегчающих распространение), интересным представляется высотная приуроченность *B. baranovii* (рис. 2). Несмотря на то что известняковые обнажения представлены в районе очень широко, начиная от современного уреза рек Катунь и Чуя (около 700 м над ур. м.) до 1400—1450 м над ур. м., *B. baranovii* встречается исключительно на высотах от 950 м над ур. м. и выше. На известняковых обнажениях, полностью расположенных ниже 950 м над ур. м. *B. baranovii* всегда отсутствует, даже при наличии подходящих условий.

Факты произрастания отдельных видов на какой-то ограниченной территории даже гипотетически можно объяснить следующим образом: либо 1) растения пережили все неблагоприятные события прошлого и, таким образом, данное местонахождение представляет собой остаточное реликтовое явление; либо 2) данное местонахождение возникло относительно недавно и является следствием интенсивной (часто отдаленной) миграции после наступления благоприятных условий. Признание дальней миграции тут же выдвигает 2 вопроса, в свою очередь требующих объяснения: 1) откуда мигрировали растения? и 2) каковы пути и условия миграций?

Выше отмечалось, что *B. baranovii* является узколокальным эндемиком Центрального Алтая и более нигде не известен. Кроме того, И. М. Крашенинников (1949) и М. И. Савченко (1949) указывали, что по совокупности анатомо-морфологических признаков вид является наиболее древним в роде. Таким образом, нам вряд ли удастся найти приемлемые ответы на поставленные вопросы. Следовательно, нужно признать, что *B. baranovii* пережил периоды плейстоценового похолодания в районе его современного распространения. Расселение вида в данном районе скорее всего произошло не позднее конца третичного периода по петрофитным, но не обязательно карбонатным местообитаниям. Последовавшее позднее глобальное похолодание климата в северной части Евразии привело к значительному сдвигу природных зон к югу и сохранению вида только на известняках.

Взгляды сторонников значительного, почти покровного оледенения, вынужденных реконструировать гигантские водоемы в межгорных котловинах, неоднократно осушавшиеся катастрофическими прорывами, как мы видим, плохо согласуются с этими фактами. Так, по данным В. В. Бутвиловского (1993), уровень ледниково-подпрудного озера в районе устья р. Чуи в период максимального оледенения равнялся 1290 м над ур. м. А уровень суперпотока, формировавшегося при прорыве Чуйско-Курайской лимносистемы, при выходе в долину Катуни был не ниже 1100 м над ур. м. Весьма впечатляет сценарий катастрофического осушения данной системы озер: «В результате возникает передовой селевой вал, состоящий из смеси воды, льда, грунта и имеющий высоту вполовину ниже глубины водоема.[2] Скорости движения вала зависят от его высоты и уклона ложа и оцениваются мною, согласно расчетам, в 40—70 м/с. Возможные геофизические эффекты при прохождении вала: страшный грохот; мощный инфразвук, фокусирующийся в вогнутых бортах долин и разрушающий их; выброс в воздух огромных глыб, разогрев движущейся массы; мощные ударные воздушные волны, предваряющие вал; взрывы пойманных в ловушку воздушных масс на резких поворотах вместилищ; движение селевого вала на некоторых местах на воздушной подушке, мощная электризация толщ и т. п.» (Бутвиловский, 1993: 147). Понятно, что признание реальности подобных событий не оставляет никаких шансов для сохранения реликтовых видов в районах их современного распространения. А поскольку их наличие отрицать невозможно, то автором предлагается чрезвычайно простая идея — возможность неоднократного «воскрешения» таксонов в межледниковые эпохи при размыве захороненных семенных банков. Но и эта идея позволяет «объяснить» современное распространение только реликтов неморальной флоры и почти ничего не дает в плане объяснения географии не менее древних реликтов ксерофитной растительности, плохо согласуется с распространением третичных реликтов высокогорных флор, не дает ясности с распространением несомненно более молодых по возрасту (вероятнее всего средне- или позднеплейстоценовых) пустынно-степных реликтов Центральной Азии и т. д.

Сопоставление таких построений с особенностями современного высотного распространения *B. baranovii* (рис. 1) и известняковых обнажений (табл. 1) заставляет усомниться в их справедливости, поскольку они взаимоисключают друг друга. Таким образом, современное распространение *B. baranovii* более правдоподобно можно объяснить следующим ходом исторических событий. По всей видимости, на Алтае, начиная с конца третичного периода, происходило постепенное похолодание климата наряду с возрастанием континентальности. Естественно, были и колебания климата, которые выделяются как эпохи оледенения и межледниковья, но они не были столь значительными, как их часто представляют, и не имели катастрофических последствий для биоты, позволяя ей развиваться эволюционно.

---

[2] Автор указывает уровень Чуйского палеоводоема не ниже 2450 м над ур. м. Учитывая, что днище котловины расположено на высоте 1750 м, глубина Чуйского водоема должна быть не менее 700 м.

Что касается конкретного района современного ареала *B. baranovii*, учитывая достаточно высокие требования вида к теплообеспеченности, можно утверждать, что эта территория никогда не являлась перигляциальной зоной. Таким образом, в периоды максимального среднеплейстоценового похолодания оледенение Горного Алтая, видимо, носило горно-долинный характер. Это не исключает активного образования и выдвижения ледников по долинам рек, что приводило к формированию ледниково-подпрудных озер, имевших, однако, гораздо более скромные масштабы. В нашем случае, образование подпрудного водоема возможно за счет выдвижения ледника по долине р. Кадрин — правого притока р. Катуни. Вполне вероятно, что палеоводоемы образовывались неоднократно, но учитывая особенности современного высотного распространения *B. baranovii*, можно утверждать, что верхний уровень палеоводоемов в долинах рек Катуни и Чуи вряд ли превышал абсолютные высоты, соответствующие сегодня примерно 950 м над ур. м.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 95-04-11888).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болдырева Н. М. Род Брахантемум — *Brachanthemum* DC. // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 13. С. 390.

Бутвиловский В. В. Палеогеография последнего оледенения и голоцена Алтая: событийно-катастрофическая модель. Томск, 1993. 252 с.

Грубов В. И. Новые и ранее неизвестные для флоры Монгольской народной республики виды // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 12. С. 1591—1594.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 443 с.

Ефимцев Н. А. О новейших региональных прогибаниях горных областей (на примере Горного Алтая) // Проблемы геоморфологии и неотектоники орогенных областей Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1968. Т. 2. С. 54—64.

Камелин Р. В. Флороценотипы растительности Монгольской народной республики // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1580—1594.

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. 384 с.

Крашенинников И. М. О роде *Brachanthemum* DC. // Бот. мат. Герб. БИН АН СССР. М.; Л., 1949. Т. 11. С. 181—200.

Ламанова Т. Г. Брахантемум Баранова — *Brachanthemum baranovii* (H. Krasch. et Pol.) Krasch. // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 1990. С. 4—14.

Окишев П. А. О генезисе террас в среднем течении р. Катуни // Матер. науч. конф. «Проблемы гляциологии Сибири». Томск, 1974. Вып. 2. С. 46—73.

Окишев П. А. Некоторые нерешенные вопросы проблемы происхождения высоких алтайских террас // Вопросы географии Сибири. Томск, 1997. Вып. 22. С. 9—18.

Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М., 1989. 168 с.

Попов В. Е. Результаты сопоставления данных изучения террасовых отложений долины среднего течения р. Катуни, полученных различными методами // Гляциология Алтая. Томск, 1962. Вып. 2. С. 37—54.

Пяк А. И. Флора известняковых обнажений Центрального Алтая как рефугиум элементов третичной нагорно-ксерофитной растительности // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск, 1995а. С. 56.

Пяк А. И. Высотное распространение стенотопного реликтового вида *Brachanthemum baranovii* (H. Krasch. et Pol.) Krasch. в связи с событиями в плейстоцене // Там же. 1995б. С. 57—58.

Рагозин Л. А. Террасы среднего течения реки Катуни // Тр. науч. конф. по изучению и освоению производительных сил Сибири. Томск, 1942. Т. 3. С. 36—107.

Ревушкин А. С. Исследование растительного покрова Горного Алтая в целях палеогеографических реконструкций // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск, 1995. С. 118—120.

Ревушкин А. С., Рудой А. Н. Проблемы реконструкции четвертичной истории природы Сибири // Там же. 1995. С. 120—121.

Рудой А. Н. Четвертичная гляциогидрология гор Центральной Азии: Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. Томск, 1995. 35 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 224 с.

Сапожников В. В. Катунь и ее истоки. Томск, 1901. 271 с.

Савченко М. И. Применение анатомо-морфологического анализа к выяснению положения рода *Brachanthemum* DC. в сем. *Compositae* // Бот. мат. Герб. БИН АН СССР. М.; Л., 1949. Т. 11. С. 201—207.

Соболевская К. А. Брахантемум Баранова // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 68—69.

Тихонов В. Н., Пяк Н. М., Ревушкин А. С. Биологически активные соединения *Thymus mongolicus* // X Всесоюз. совещ. по изучению флоры и растительности высокогорий. Новосибирск, 1992. С. 188.

Тюменцев К. Г. Отчет геолого-гляциологической части Алтайской ледниковой экспедиции 1933 г. // Тр. ледниковой экспедиции АН СССР. 1936. Вып. 6. С. 37—94.

Цвелев Н. Н. Род Брахантемум — *Brachanthemum* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1961. Т. 26. С. 390—397.

Томский государственный университет

Получено 28 I 1998

SUMMARY

The results of geographical and ecological study of *Brachanthemum baranovii* (Krasch. et Poljak.) Krasch., a local endemic of Central Altai are presented. Information about modern distribution of this species is essentially extended, the materials are generalized as a map of its area. Coenotic and ecological features of species are investigated. The high-altitudinal and ecotopological patterns of its distribution are shown. Such distribution cannot be explained by modern natural conditions of Central Altai exclusively. Some speculations about paleogeographical reconstruction of evolution of nature in the region are made.

УДК 581.526.33(574.2)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 3

© Б. Ф. Свириденко

СТРУКТУРА БОЛОТНОЙ ЦЕНОФЛОРЫ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

B. F. SVIRIDENKO. THE STRUCTURE OF MIRE COENOFLORA OF NORTHERN KAZAKHSTAN

Рассмотрены особенности таксономической и хорологической структуры болотной ценофлоры 4 северных флористических районов Казахстана.

Ключевые слова: болотная ценофлора, флористические районы, Северный Казахстан.

Сведения о болотной ценофлоре Северного Казахстана получены во время экспедиционных работ, проведенных автором в течение 1982—1996 гг. и связанных с изучением гидро- и гигрофитной растительности этого региона, а также из довольно обширной болотоведческой литературы. Немногочисленные и в большинстве мелкоконтурные болота Северного Казахстана давно привлекали к себе внимание ботаников в связи с ярко выраженным несоответствием болотной растительности местным природным условиям. Материалы о растениях болот Северного Казахстана накапливались на протяжении 100-летнего периода вслед за выходом трудов А. Я. Гордягина (1897, 1900—1901), изучившего приозерные торфяные болота среди изолированных сосновых лесов на Казахском мелкосопочнике. С 1910 по 1930 г. были опубликованы работы В. М. Савич, В. П. Дробова, М. Ф. Короткова, М. М. Крашенинникова, П. Н. Красовского, А. М. Жарковой, В. Ф. Семенова (по: Козлов, 1933; Воронов, 1954), в которых с различной детализацией сообщалось о флористическом составе болотных сообществ. Одной из самых подробных публикаций того времени является работа Жарковой (1930) о болотах Кокчетавской возвышенности на севере Казахского мелкосопочника. Позже сведения о флористическом составе болотной растительности данного района были основательно дополнены этим автором (Жаркова, 1967, 1974, 1976), а также З. В. Карамышевой, Е. И. Рачковской (1973) и П. Л. Горчаковским (1987).

В западносибирской равнинной лесостепной части Северного Казахстана болотная ценофлора была изучена в 1933 г. И. А. Титовым (1952), составившим подробные описания растительного покрова одного сфагнового и нескольких гипново-осоковых и осоковых болот Северо-Казахстанской обл. Работа Титова, в который был убедительно доказан генезис некоторых лесостепных равнинных болот вследствие заболачивания суши, по полноте фактического материала и научному значению и в настоящее время остается одной из основных для познания болотообразовательного процесса в регионе. Дополнительные материалы о видовом составе болотных фитоценозов этого района находим в статьях А. А. Генкеля (1935), А. А. Смиренского (1946, 1949, 1951), В. М. Катанской (1970). Изученный Титовым (1952) рям (болото Афонино) и новое, не указанное в ботанической литературе сфагновое болото Черное с несколькими прилегающими безымянными болотами вблизи северной границы Казахстана были обследованы недавно при участии автора (Свириденко и др., 1994).

Основными трудами о флористическом составе фитоценозов, сформированных на ключевых болотах в степной части Тургайского плато, продолжают оставаться специальные статьи А. Г. Воронова (1954, 1964) и обобщающая сводка о флоре Наурзумского заповедника Л. Б. Заугольновой с соавт. (1975).

При составлении списка видов кроме собственных материалов учитывались все цитированные публикации. Особенно ценными оказались эти ранние болотоведческие статьи при уточнении списка мохообразных, поскольку до настоящего времени специальные бриологические сводки для Северного Казахстана отсутствуют. Были учтены также указания о распространении сосудистых растений болот, имеющиеся во «Флоре Казахстана» (1954—1964). Для выявления географических особенностей распределения видов болотной ценофлоры мы используем деление территории на принятые во «Флоре Казахстана» районы, дополнительно выделив север Тургайского плато в Тургайский флористический район (рис. 1). Равнинный Тоболо-Ишимский и мелкосопочный Кокчетавский районы по природным условиям являются лесостепными. Коэффициент увлажнения составляет здесь 0.77—0.56. В равнинных степных Иртышском и Тургайском районах этот показатель достигает только 0.56—0.33 (Федорович, 1969).

В составе болотной ценофлоры Северного Казахстана рассматриваем все виды макроскопических растений, участвующих в сложении разнообразных группировок, которые в процессе геоботанической классификации относятся к болотным типам растительности. Из 8 таких типов, выделяемых М. С. Боч (1974, 1986), в Северном Казахстане представлены только некоторые (гигрофильно-кустарниковый, гидрофильно-моховой, гидрофильно-травяной). В числе основных условий, позволяющих дифференцировать болотную растительность от других типов (водного, лугового), считаем наличие слоя торфа не меньше 20—30 см. Отметим, что впервые понятие «ценофлора» применил Е. М. Лавренко (1965) для обозначения списков видов растений, соответствующих типам растительности на достаточно обширной территории. В дальнейшем термин успешно использовался в первоначальном понимании (Карамышева, Рачковская, 1973) и был распространен также на «формационные флоры» (Седельников, 1987; Намзалов, 1991, 1994). Изучение ценофлор перспективно при высоком ранге синтаксонов, которым они принадлежат (формации, классы, типы растительности), особенно если эти синтаксоны имеют четкую экологическую и экотопическую привязку (Юрцев, 1976, 1987; Юрцев, Камелин, 1987). В связи с существующим фитоценотическим континуумом рассматриваемая ценофлора включает не только собственно болотные виды, но также проникающие в болотные растительные

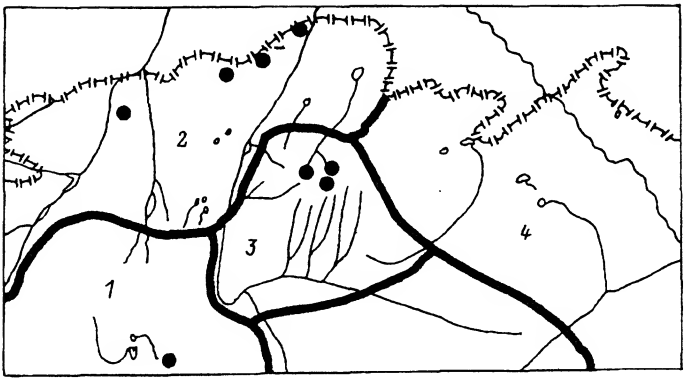


Рис. 1. Флористические районы Северного Казахстана.

1 — Тургайский, *2* — Тоболо-Ишимский, *3* — Кокчетавский, *4* — Иртышский. Точками показаны местонахождения болот и их скоплений.

группировки виды высших растений, участвующие в сложении лесных, луговых, водных фитоценозов.

Отметим, что в Иртышском флористическом районе неизвестны болота с развитыми торфяными отложениями, хотя значительно южнее за пределами Северного Казахстана в долине р. Иртыш и на Казахском мелкосопочнике единичные болота все же существуют (Смиренский, 1951; Денисова, 1962; и др.). Для этого района болотная ценофлора установлена условно. В нее включены виды из распространенных здесь торфянистых лугов, или травяных болот (Куркин, 1967), ценотически близких болотной растительности, а также виды из состава водных фитоценозов (сплавинные, прибрежно-водные), которые в других районах Северного Казахстана отмечены в болотных сообществах.

Названия мхов в статье даны по работам А. Л. Абрамовой с соавт. (1961), Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968, 1970), Л. В. Бардунова (1969), Е. Я. Мульдиярова (1990) с учетом некоторых изменений, приведенных М. С. Игнатовым, О. М. Афониной (1992) и Н. А. Константиновой с соавт. (1992). Объем таксонов цветковых растений принят согласно системе А. Л. Тахтаджяна (1987). Названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

Используя экологическую классификацию (Быков, 1978, и др.), виды болотной ценофлоры по их отношению к фактору увлажнения можно сгруппировать в ряд: гидрофиты, гидрогигрофиты, гигрофиты, гигромезофиты, мезофиты. В целом выявляется гигрофильный и мезогигрофильный облик болотной ценофлоры региона, так как ее основу формируют растения, связанные с переувлажненным торфяным субстратом: гигромезофиты (32.4 %), гигрофиты (23.5 %) и гидрогигрофиты (17.1 %). Эти 3 экологические группы объединяют 73 % всех видов. Для оценки доли такого «гигрофитного ядра» в общем составе болотной ценофлоры или какой-либо ее части (таксономической, хорологической группы) предложено использовать наряду с процентным выражением специальный индекс гигрофитности (I_{Hg}), который рассчитывается по формуле:

$$I_{Hg} = \frac{2A}{B} - 1,$$

где A — число видов «гигрофитного ядра», B — общее число видов болотной ценофлоры. Величина индекса может меняться от +1 (при полном включении состава болотной ценофлоры в «гигрофитное ядро») до −1 (при отсутствии видов «гигрофитного ядра»). Положительные значения индекса свидетельствуют о преобладании видов «гигрофитного ядра»; отрицательные значения будут указывать на преобладание негигрофильных видов. В североказахстанской болотной ценофлоре мезофильные

ТАБЛИЦА 1

Соотношение основных систематических групп болотной ценофлоры Северного Казахстана

Отдел	Семейства		Роды		Виды	
	число	%	число	%	число	%
Bryophyta	13	24.5	16	17.2	40	23.5
Equisetophyta	1	1.9	1	1.1	3	1.8
Polypodiophyta	2	3.8	2	2.2	2	1.2
Pinophyta	1	1.9	1	1.1	1	0.6
Magnoliophyta	36	67.9	73	78.4	124	72.9
Всего	53	100	93	100	170	100

виды составляют 24.1 %. Основное их число распространено на болотах лесостепных районов. Доля гидрофильных видов равна 2.9 %. В целом индекс гигрофитности болотной ценофлоры довольно высокий (0.46).

Всего в составе болотной ценофлоры Северного Казахстана отмечено 170 видов растений из 93 родов, 53 семейств, 5 отделов (табл. 1). На первом месте по видовому разнообразию стоят цветковые (72.9 % видового состава). Второе место по этому показателю принадлежит мхам (23.5 %). Остальные три отдела представлены очень ограниченно. Таким образом, по систематическому составу болотная ценофлора Северного Казахстана характеризуется как мохово-цветковая (96.4 % видов), содержащая единичные виды хвощей (1.8 %), папоротников (1.2 %) и голосеменных (0.6 %).

Для определения сходства флористических районов по видовому составу болотных ценофлор использовали коэффициент Жаккара—Малышева (Малышев, 1972):

$$K_{J-M} = \frac{3c - (a + b)}{(a + b) - c},$$

где a и b — числа видов в сравниваемых ценофлорах, c — число общих видов. Значения коэффициента меняются от +1 до –1. При $K_{J-M} < 0$ отмечают различие ценофлор, а при $K_{J-M} > 0$ — сходство. Полученные коэффициенты были использованы для построения дендрограмм методом взвешенного среднего арифметического связывания (Айвазян и др., 1974; Семкин, 1987). Из приведенной дендрограммы видно, что болотные ценофлоры двух лесостепных флористических районов (Тоболо-Ишимского и Кокчетавского) образуют группу, обособленную на уровне $K_{J-M} = -0.24$ от группы аналогичных ценофлор степных районов (Тургайского и Иртышского) (рис. 2, *А*). Уровень сходства болотных ценофлор лесостепных районов почти вдвое выше ($K_{J-M} = 0.19$), чем степных ($K_{J-M} = 0.11$). Соответственно в 2.1—2.8 раза выше и видовое богатство болотных ценофлор лесостепной зоны (табл. 2).

Наиболее богата в видовом отношении Кокчетавская болотная ценофлора (87.3 % видов от общего состава), расположенная к югу от самой северной, Тоболо-Ишимской. Это обусловлено особенностями климата высотного лесостепного пояса Кокчетавской возвышенности, где лесная растительность и связанные с ней бореальные элементы лесного и болотного флорогенетических комплексов сохранялись в более сухие и холодные фазы голоцена, тогда как окружающие равнинные пространства остепнялись (Горчаковский, 1987; Кременецкий и др., 1994). Специфическими видами Кокчетавского флористического района являются некоторые сфагновые и бриевые мхи: *Sphagnum nemoreum* Scop., *S. platyphyllum* (Braithw.) Warnst., *S. russowii* Warnst., *S. subsecundum* Nees, *S. wulfianum* Girg., *Dicranum scoparium* Hedw.,

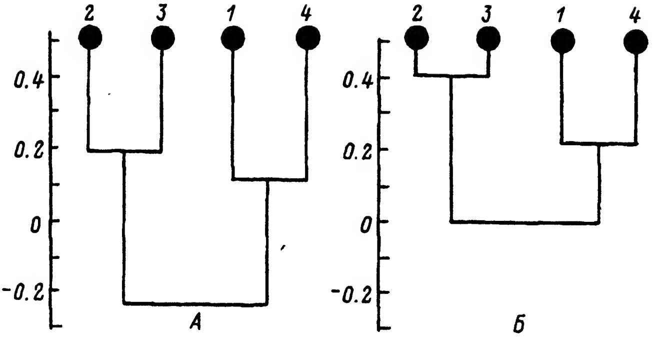


Рис. 2. Дендрограммы сходства болотных ценофлор флористических районов Северного Казахстана по общему видовому составу (*А*) и видовому составу «гигрофитного ядра» (Б).

По вертикали — значения K_{J-M}. *1—4* — номера флористических районов (как на рис. 1).

Plagiomnium affine (Bland.) T. Kop., *P. medium* (Bruch et Schimp in B. S. G.) T. Kop., *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, хвощ *Equisetum palustre* L., редкие здесь виды цветковых: *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Linnaea borealis* L., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl., *Corallorhiza trifida* Chatel., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Liparis loeseli* (L.) Rich., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Spiranthes amoena* (Bieb.) Spreng. и др. (Жаркова, 1930; Горчаковский, 1987). Популяции этих лесных и болотных бореальных видов находятся на удалении в 200—400 км от границ основных ареалов. Как отмечают Лавренко (1973) и Боч (1985), в таких случаях именно болотные экосистемы часто обеспечивают благоприятные экологические и ценотические условия для редких и находящихся на границе своего распространения видов. В отличие от многих бореальных растений *Pentaphylloides fruticosa* встречается на Казахском мелкосопочнике не только на болотах, но и в петрофитных группировках по влажным, затененным трещинам скал (Карамышева, Рачковская, 1973). Этот вид считают компонентом плейстоценового флористического комплекса, реликтом эпохи максимального оледенения, в течение которой он проник из горных районов Сибири через Казахский мелкосопочник на Урал (Горчаковский, 1969, 1987).

К специфическим видам второй по видовому богатству Тоболо-Ишимской болотной ценофлоры (74.1 %) относятся мхи: *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. fimbriatum* Wils., *S. flexuosum* Dozy et Molk., *Plagiomnium rostratum* (Schrad.) T. Kop.,

ТАБЛИЦА 2

Количественная характеристика болотной ценофлоры Северного Казахстана

Показатель	Флористический район				Северный Казахстан в целом
	Тургайский	Тоболо-Ишимский	Кокчетавский	Иртышский	
Число					
семейств	24	49	48	24	53
родов	35	74	80	38	93
видов	52	126	147	60	170
видов «гигрофитного ядра»	49	97	107	52	124
I_{Hg}	0.88	0.54	0.46	0.73	0.46

Примечание. I_{Hg} — индекс гигрофитности.

Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb., *C. stramineum* (Brid.) Kindb. — и цветковые: *Andromeda polifolia* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., *Ledum palustre* L., *Calla palustris* L., *Eriophorum vaginatum* L. и др. (Титов, 1952; Свириденко и др., 1994). Интересно, что некоторые из этих растений являются характерными видами наиболее северных, гипоарктических болот Евразии (Юрцев, 1966; Горчаковский, 1987).

В степных Тургайском и Иртышском флористических районах специфические виды в составе болотных ценофлор редки или отсутствуют. Воронов (1954, 1964) приводит для Тургайского района *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., не обнаруженный в остальных флористических районах. В целом в степных районах отмечено только 30.6—35.3 % видов из общего списка болотных растений Северного Казахстана. Соответственно в степных районах уменьшается таксономическое разнообразие на родовом и семейственном уровнях. Обеднение болотной ценофлоры в южном направлении связано с усилением аридности климата, низкой увлажненностью, повышенной минерализацией и динамикой уровенного режима поверхностных вод. В южном направлении заметно снижается не только число видов типичных болотных растений, но в первую очередь отмечено исключение из состава болотных сообществ большой группы мезофильных лесных и луговых видов, что хорошо заметно по индексу гигрофитности (табл. 2). В Тоболо-Ишимском и Кокчетавском лесостепных районах этот показатель в 1.4—1.9 раза ниже из-за общей повышенной мезофитности состава болотной ценофлоры, чем в степных районах, где у редких болотных сообществ нет окружения из мезофильных лесных или луговых фитоценозов. При сравнении флористических районов по видовому составу «гигрофитного ядра» почти устраняется обособленность этих двух групп лесостепных и степных болотных ценофлор, так как коэффициент сходства становится близок к 0 ($K_{J-M} = -0.03$) (рис. 2, *Б*). Такой подход обнаруживает для разных районов Северного Казахстана единый процесс формирования «гигрофитного ядра», который осуществлялся, вероятно, независимо от формирования комплекса мезофильных болотных видов, более тесно связанного с лесной и луговой ценофлорами. Но и в данном случае степень сходства в группе болотных ценофлор лесостепных районов продолжает оставаться в 2 раза выше ($K_{J-M} = 0.4$), чем в группе степных районов ($K_{J-M} = 0.21$), отражая пространственную направленность болотного ценофлорогенеза. Снижение видового разнообразия болотных сообществ в южном направлении от бореальной лесной зоны, связанное с несоответствием болотной растительности климатическим, эдафическим, гидрологическим условиям лесостепных и особенно степных районов, неоднократно отмечалось в ботанической литературе (Гордягин, 1916; Лавренко, 1936, 1938; Воронов, 1954; Шумилова, 1962; Горчаковский, 1987).

Ряд различий установлен в составе и структуре семейственных и родовых спектров болотных ценофлор лесостепных и степных районов. Для изучения особенностей структуры семейственных и родовых спектров использован широко распространенный в сравнительной флористике прием ранжирования таксонов (Шмидт, 1974; Малышев, 1975). В головной части такого ранжированного списка (табл. 3) выражено преобладание 2 семейств: *Cyperaceae* и *Sphagnaceae*, которые объединяют 27.6 % видов. Состав и последовательность семейств в списке, особенно большая доля видов сем. *Cyperaceae* позволяют, согласно взглядам И. Д. Богдановской-Гиенэф (1946) и А. И. Толмачева (1970), говорить о бореальном облике болотной ценофлоры Северного Казахстана.

Всего 10 ведущих семейств содержат 58.2 % видов ценофлоры. Остальные семейства распределяются по видовому богатству следующим образом. 4 видами представлены семейства *Ranunculaceae*, *Rubiaceae*, *Lamiaceae*; 3 видами — *Mniaceae*, *Equisetaceae*, *Lythraceae*; 2 видами — 13 семейств (*Ricciaceae*, *Dicranaceae*, *Betulaceae*, *Primulaceae*, *Brassicaceae*, *Droseraceae*, *Onagraceae*, *Fabaceae*, *Geraniaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lentibulariaceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae*); 1 видом — 24 семейства (*Marschantiaceae*, *Polytrichaceae*, *Bryaceae*, *Aulacomniaceae*, *Thuidiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Entodontaceae*, *Hylocomiaceae*, *Aspidiaceae*, *Thelypteridaceae*, *Pinaceae*,

ТАБЛИЦА 3

Число видов в ведущих семействах болотной ценофлоры Северного Казахстана

Семейство	Флористический район				Северный Казахстан в целом
	Тургайский	Тоболо-Ишимский	Кокчетавский	Иртышский	
Cyperaceae	$\frac{14}{1}$	$\frac{20}{1}$	$\frac{25}{1}$	$\frac{12}{1}$	$\frac{28}{1}$
Sphagnaceae	$\frac{3}{4-5}$	$\frac{14}{2}$	$\frac{16}{2}$	—	$\frac{19}{2}$
Ericaceae	—	$\frac{7}{3-4}$	$\frac{8}{3}$	—	$\frac{11}{3}$
Salicaceae	$\frac{2}{6-9}$	$\frac{7}{3-4}$	$\frac{7}{4-5}$	$\frac{2}{8-13}$	$\frac{7}{4-5}$
Poaceae	$\frac{5}{2}$	$\frac{6}{5}$	$\frac{7}{4-5}$	$\frac{5}{2}$	$\frac{7}{4-5}$
Amblystegiaceae	$\frac{1}{10-24}$	$\frac{4}{7-9}$	$\frac{2}{13-26}$	—	$\frac{6}{6-7}$
Orchidaceae	—	$\frac{1}{23-49}$	$\frac{6}{6}$	—	$\frac{6}{6-7}$
Rosaceae	$\frac{1}{10-24}$	$\frac{3}{10-11}$	$\frac{5}{7}$	$\frac{1}{14-24}$	$\frac{5}{8-10}$
Apiaceae	$\frac{2}{6-9}$	$\frac{3}{10-11}$	$\frac{4}{8-11}$	$\frac{4}{3-5}$	$\frac{5}{8-10}$
Asteraceae	$\frac{2}{6-9}$	$\frac{4}{7-9}$	$\frac{4}{8-11}$	$\frac{4}{3-5}$	$\frac{5}{8-10}$
Всего видов	30	69	84	28	99

Примечание. Под чертой указан ранг семейства.

Caryophyllaceae, *Cannabaceae*, *Grossulariaceae*, *Parnassiaceae*, *Caprifoliaceae*, *Dipsacaceae*, *Menyanthaceae*, *Solanaceae*, *Boraginaceae*, *Hippuridaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Alismataceae*, *Araceae*).

Список родов, отличающихся видовым богатством, также достаточно отчетливо выражает бореальный тип болотной ценофлоры региона (табл. 4). Всего в составе 11 ведущих родов содержится 42.9 % видового состава. Заметно выделяются по видовой насыщенности роды *Carex* и *Sphagnum*, объединяющие 23.5 % всех видов. Таким образом, на основании преобладающего положения этих родов и соответствующих семейств болотная ценофлора Северного Казахстана характеризуется как сфагново-осоковая бореальная.

Для изучения географической неоднородности болотной ценофлоры в пределах Северного Казахстана проведено сравнение семейственных и родовых спектров по флористическим районам на основе определения коэффициента ранговой корреляции Кендэла (τ). Применение этого показателя в сравнительной флористике обосновано Л. И. Малышевым (1972, 1975) и В. М. Шмидтом (1974, 1987). Результаты

ТАБЛИЦА 4

Число видов в ведущих родах болотной ценофлоры Северного Казахстана

Род	Флористический район				Северный Казахстан в целом
	Тургайский	Тоболо-Ишимский	Кокчетавский	Иртышский	
Carex	$\frac{10}{1}$	$\frac{15}{1}$	$\frac{20}{1}$	$\frac{12}{1}$	$\frac{21}{1}$
Sphagnum	$\frac{3}{2}$	$\frac{14}{2}$	$\frac{16}{2}$	—	$\frac{19}{2}$
Salix	$\frac{2}{3-9}$	$\frac{7}{3}$	$\frac{7}{3}$	$\frac{2}{3-12}$	$\frac{7}{3}$
Calamagrostis	$\frac{2}{3-9}$	$\frac{3}{4-7}$	$\frac{4}{4-5}$	$\frac{2}{3-12}$	$\frac{4}{4-5}$
Galium	—	$\frac{2}{8-18}$	$\frac{4}{4-5}$	$\frac{2}{3-12}$	$\frac{4}{4-5}$
Plagiomnium	—	$\frac{1}{19-74}$	$\frac{2}{9-22}$	—	$\frac{3}{6-11}$
Calliergon	$\frac{1}{10-35}$	$\frac{2}{8-18}$	—	—	$\frac{3}{6-11}$
Equisetum	$\frac{1}{10-35}$	$\frac{1}{19-74}$	$\frac{3}{6-8}$	$\frac{1}{13-38}$	$\frac{3}{6-11}$
Ranunculus	$\frac{2}{3-9}$	$\frac{3}{4-7}$	$\frac{3}{6-8}$	$\frac{3}{2}$	$\frac{3}{6-11}$
Pyrola	—	$\frac{3}{4-7}$	$\frac{3}{6-8}$	—	$\frac{3}{6-11}$
Eriophorum	$\frac{2}{3-9}$	$\frac{3}{4-7}$	$\frac{1}{23-80}$	—	$\frac{3}{6-11}$
Всего видов	23	54	63	22	73

Примечание. Под чертой указан ранг рода.

расчетов представлены в виде графов, построенных по методике, которую приводит Я. П. Дидух (1987). Из графов видно, что во всех районах болотные ценофлоры проявляют умеренный и средний уровень сходства структуры семейственных спектров ($0.24 \leqslant \tau \leqslant 0.73$). При значении $\tau = 0.6$ выделяются 2 плеяды, первая из которых объединяет болотные ценофлоры лесостепных районов, вторая — степных (рис. 3, *А*). В степных районах структура болотной ценофлоры более упрощена. Среди ведущих отсутствуют семейства *Ericaceae*, *Orchidaceae*, в сильно обедненном виде представлены семейства *Cyperaceae*, *Sphagnaceae*, *Salicaceae*, *Amblystegiaceae*. При сравнении лесостепных и степных районов повышенный коэффициент отмечен для пары болотных ценофлор Тоболо-Ишимского и Тургайского районов ($\tau = 0.46$).

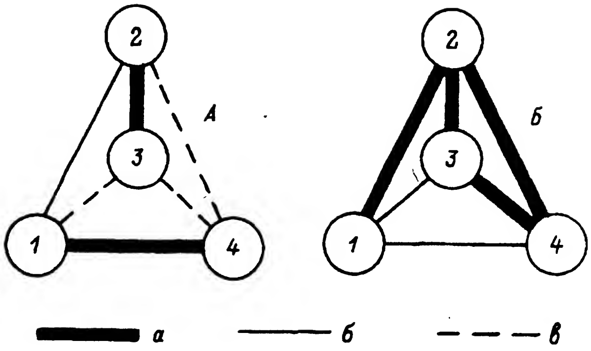


Рис. 3. Графы сходства болотных ценофлор флористических районов Северного Казахстана по структуре ведущих семейств (*А*) и ведущих родов (*Б*).

а — $\tau > 0.6$, *б* — $0.6 \geqslant \tau > 0.4$, *в* — $0.4 \geqslant \tau > 0.2$. В кружках номера флористических районов (как на рис. 1).

Результаты сравнения по структуре родовых спектров отражают значительное сходство болотных ценофлор всех районов ($\tau \geqslant 0.5$) (рис. 3, *Б*). Причем деление на плеяды в данном случае отсутствует, несмотря на существенное обеднение ведущих родов в условиях степной зоны по сравнению с лесостепной. На степных болотах не отмечены виды родов *Plagiomnium*, *Pyrola*, становятся малочисленными или полностью выпадают виды главных родов *Carex*, *Salix* и *Sphagnum*. Таким образом, структура родовых спектров может служить более точным показателем таксономического своеобразия болотной ценофлоры всего Северного Казахстана, тогда как структура семейственных спектров позволяет выявить различия на уровне флористических районов.

Хорологическая структура болотной ценофлоры Северного Казахстана относительно проста и отражает доминирующее влияние гумидной северной флоры (табл. 5). В качестве руководства для выделения групп ареалов (геоэлементов) были приняты работы А. И. Толмачева (1958, 1974), А. В. Куминовой (1960), А. В. Положий (1965), В. П. Седельникова (1979), А. С. Ревушкина (1988) и других исследователей. При наименовании геоэлементов наряду с географическим подходом применялся принцип сопоставления современного распространения видов с единицами флористического районирования (хорионами), установленными в работе А. Л. Тахтаджяна (1978). Все виды болотной ценофлоры распределяются по 5 типам ареала Преобладающими являются виды, широко распространенные в гумидных областях Голарктики (54.1 %) и

ТАБЛИЦА 5

Распределение видов болотной ценофлоры Северного Казахстана по хорологическим и экологическим группам

Экологическая группа	Хорологическая группа					Северный Казахстан в целом
	К	Г	Е	Ес	Зт	
Гидрофиты	1	3	1	—	—	5
Гидрогигрофиты	6	18	5	—	—	29
Гигрофиты	6	24	6	3	1	40
Гигромезофиты	8	28	13	6	—	55
Мезофиты	4	19	13	5	—	41
Всего видов	25	92	38	14	1	170
I_{Hg}	0.6	0.52	0.26	0.29	1	0.46

Примечание. Хорологические группы: К — космополитная, Г — голарктическая, Е — евразиатская, Ес — евросибирская, Зт — западноазиатско-туранская. I_{Hg} — индекс гигрофитности.

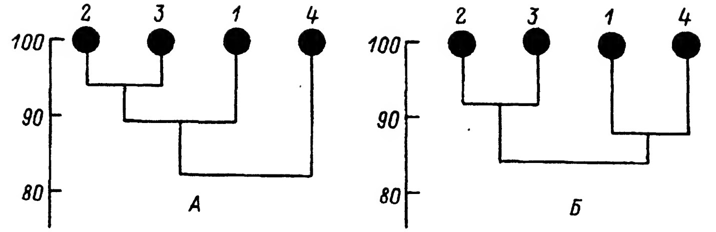


Рис. 4. Дендрограммы сходства болотных ценофлор флористических районов Северного Казахстана по хорологической структуре.

А — для полных составов, *Б* — для составов «гигрофитного ядра». По вертикали — значения K_{C-S}, %. 1—4 — номера флористических районов (как на рис. 1).

Евразии (22.4 %). Многие космополитные виды (14.7 %) и относительно малочисленная группа растений с европейско-сибирским распространением (8.2 %) также в основном связаны с гумидными районами. Эти гумидные элементы в подавляющем большинстве являются представителями бореальной флоры, ценотически связанными не только с современными болотами, но и с другими интразональными и зональными типами бореальной растительности. Например, 32.4 % видов болотной ценофлоры Северного Казахстана являются общими и для лесной ценофлоры, 23.5 % — для луговой, 40 % — для водной. Некоторые виды (*Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. и др.), согласно работе Юрцева (1966), следует считать представителями бореально-гипоарктической флоры, характерной не только для лесной, но и для тундровой зоны бореальной области Голарктики. По сравнению с видами преимущественно бореального распространения значение западноазиатско-туранского геоэлемента в сложении болотной ценофлоры невелико (0.6 %).

Использование коэффициента Чекановского—Съеренсена (K_{C-S}), рассчитанного по методике, указанной в работе Б. И. Семкина (1979), позволило выявить значительное сходство болотных ценофлор флористических районов по хорологической структуре. Из дендрограмм видно, что при $K_{C-S} = 82$ % (рис. 4, *А*) и $K_{C-S} = 84$ % (рис. 4, *Б*) все ценофлоры образуют единую группу как при анализе соотношения различных геоэлементов в полных составах ценофлор, так и в списках их «гигрофитного ядра». Дальнейшее повышение порогового уровня сходства (при $K_{C-S} > 84$ %) приводит к обособлению двух групп болотных ценофлор: лесостепной и степной. Таким образом, южная граница лесостепной зоны совпадает с экологическим рубежом, ограничивающим расселение многих бореальных болотных видов.

Болотная ценофлора Северного Казахстана является всецело аллохтонной, сложившейся в ходе многовековых колебаний климата благодаря преимущественно меридиональным миграциям видов из гумидных районов Голарктики в субаридные и аридные районы. Этот процесс являлся, вероятно, общим для всей северной Евразии, в лесостепной и степной зонах которой отмечаются болота с очень сходными флористическими комплексами (Генкель, Красовский, 1937; Лавренко, 1936, 1938; Нейштадт, 1963; Благовещенский, Благовещенская, 1978; Бойко, 1987; Хмелев, 1985, и др.). По данным В. В. Лаврова (1948), абсолютный возраст торфяников Северного Казахстана определен в 4500 лет. О среднеголоценовом возрасте болот региона сообщали также и другие авторы (Анисимова, 1951; Нейштадт, 1957; Жаркова, 1967). Согласно данным радиоуглеродного и спорово-пыльцевого анализа торфов североказахстанских болот, которые были получены недавно П. Е. Тарасовым (1991) и К. В. Кременецким с соавт. (1994), состав болотной ценофлоры Северного Казахстана формировался в течение более влажных и теплых фаз голоцена в результате миграции видов из бореальных гумидных районов Западной Сибири. Теплые и влажные фазы, благоприятные для продвижения на юг бореальных видов, отмечены 6500—5500, 3300—2800, 2000—1800 и около 1100—800 лет назад. Возраст изученных радиоуглеродным методом торфяников Северного Казахстана составляет всего от 3485±110 лет (болото Котырколь) до 2760±130 лет (болото Моховое) (Тарасов, 1991; Кременецкий и др., 1994). В более холодные и сухие фазы происходило заметное обеднение лесных, луговых и болотных сообществ, которые все же сохранялись в локальных условиях на этой территории. Некоторые мезофильные и гигромезофильные растения находили убежище на специфическом торфяном субстрате, проникая в состав болотных фитоценозов. Присутствие на Казахском мелкосопочнике *Pentaphylloides fruticosa* указывает, в частности, на возможность более ранних вдольширотных миграционных потоков, связывающих горные районы Сибири, Северного Казахстана и Урала в позднем плейстоцене.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. И. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 714 с.

Айвазян С. А., Бажаева З. И., Староверов О. В. Классификация многомерных наблюдений. М., 1974. 240 с.

Анисимова Н. В. Диатомовые болотных и озерных отложений Кокчетавской области // Тр. Лабор. сапропелевых отложений. М., 1951. Вып. 5. С. 53—80.

Бардунов Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л., 1969. 330 с.

Благовещенский И. В., Благовещенская Н. В. К характеристике болот Ульяновского Предволжья // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 12. С. 1778—1788.

Богдановская-Гиенэф И. Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Т. 2. С. 425—468.

Бойко М. Ф. О сфагновых мхах степной зоны европейской части СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 466—472.

Боч М. С. О типе болотной растительности // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 8. С. 1093—1101.

Боч М. С. Редкие растения болот Северо-Запада РСФСР и организация их охраны // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 688—697.

Боч М. С. О классификации болотной растительности (на примере сфагновых топей Северо-Запада РСФСР) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1182—1192.

Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата, 1978. 288 с.

Воронов А. Г. О бореальных элементах во флоре средней части Кустанайской области // Уч. зап. Моск. ун-та. География. М., 1954. Вып. 170. С. 121—158.

Воронов А. Г. Ключевые болота Кустанайской области как убежища бореальных элементов флоры // Биогеографические очерки Кустанайской области. М., 1964. С. 87—105.

Генкель А. А. Водная и болотная флора бывшего Курганского округа Западно-Сибирской лесостепи // Уч. зап. Перм. ун-та. 1935. Т. 1. Вып. 4. С. 3—30.

Генкель А. А., Красовский П. Н. Материалы по изучению озер, займищ, болот и торфяников Западно-Сибирской лесостепи // Уч. зап. Перм. ун-та. 1937. Т. 3. Вып. 1. С. 3—75.

Гордягин А. Я. О Кокчетавских лесах // Зап. Зап.-Сиб. отд. Рус. геогр. о-ва. 1897. Т. 22. С. 1—18.

Гордягин А. Я. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. Т. 34. 1900—1901. Вып. 3. 332 с.

Гордягин А. Я. К флоре Акмолинской области. Тобольск, 1916. 56 с.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.

Горчаковский П. Л. Лесные оазисы Казахского мелкосопочника. М., 1987. 160 с.

Денисова Л. В. Сфагновое болото в Каркаралинских горах // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 9. С. 1354—1358.

Дидух Я. П. Опыт структурно-сравнительного анализа горных элементарных флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 117—128.

Жаркова А. М. К изучению торфяников Боровской лесной дачи бывшего Кокчетавского уезда Акмолинской области // Изв. Зап.-Сиб. геогр. о-ва. Омск, 1930. С. 121—131.

Жаркова А. М. О возрасте торфяников Северного Казахстана // Уч. зап. Омск. пед. ин-та. 1967. Вып. 24. С. 58—63.

Жаркова А. М. Сфагновые мхи Боровской лесной дачи (Северный Казахстан) // Вопросы биологии. Вып. 79. Омск, 1974. С. 30—35.

Жаркова А. М. Флора бывшего госзаповедника Боровое // Природные ресурсы и их использование. Омск, 1976. Вып. 2. С. 42—57.

Заугольнова Л. Б., Воронцова Л. И., Пугачев П. Г. Список видов Наурзумского заповедника // Флора и растительность Наурзумского государственного заповедника. М., 1975. С. 76—141.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1-2. С. 1—86.

Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., 1973. 279 с.

Катанская В. М. Растительность степных озер Северного Казахстана и сопредельных с ним территорий // Озера семиаридной зоны СССР. Л., 1970. С. 92—135.

Козлов П. В. Болота // Справочник по водным ресурсам СССР. Северный Казахстан. Л., 1933. Т. 13. Гл. 3. С. 181—188.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территорий бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1-2. С. 87—127.

Кременецкий К. В., Тарасов П. Е., Черкинский А. Е. История островных боров Казахстана в голоцене // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 13—29.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Куркин К. А. Основные эколого-ценотические особенности эдификаторов торфяных лугов (травяных болот) Барабинской лесостепи // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 24—31.

Лавренко Е. М. О генезисе сфагновых болот в пределах степной зоны в бассейне рек Буга, Днепра и Дона // Сов. ботаника. 1936. № 3. С. 24—42.

Лавренко Е. М. Сфагновые болота бассейна р. Донца // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 4. М.; Л., 1938. С. 603—632.

Лавренко Е. М. О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 9. С. 1260—1267.

Лавренко Е. М. Бореальная растительность Лиманской группы болот и озер в долине Среднего Донца // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973. С. 125—155.

Лавров В. В. Четвертичная история и морфология Северо-Тургайской равнины. Алма-Ата, 1948. 126 с.

Малышев Л. И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17—40.

Малышев Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 11. С. 1537—1550.

Мульдияров Е. Я. Определитель листостебельных мхов Томской области. Томск, 1990. 208 с.

Намзалов Б.-Ц. Б. Горные степи Южной Сибири (Тува и Юго-Восточный Алтай): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1991. 33 с.

Намзалов Б.-Ц. Б. Степи Южной Сибири. Новосибирск; Улан-Удэ, 1994. 308 с.

Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.

Нейштадт М. И. Торфяные болота Барабинской лесостепи // Торфяные болота Крайнего Севера и азиатской части СССР. М.; Л., 1963. С. 75—87.

Положий А. В. О значении и методах изучения истории флоры // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1965. № 8. Вып. 2. С. 3—9.

Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 112 с.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., 1970. 824 с.

Свириденко Б. Ф., Зарипов Р. Г., Литовченко О. Г. Растительность и стратиграфия двух болот Северного Казахстана // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 66—76.

Седельников В. П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск, 1979. 168 с.

Седельников В. П. Ценотическая структура высокогорной флоры Алтае-Саянской горной области // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 128—134.

Семкин Б. И. Эквивалентность мер близости и иерархическая классификация многомерных данных // Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике. Владивосток, 1979. С. 97—112.

Семкин Б. И. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 149—163.

Смиренский А. А. К вопросу о влиянии зональных и локальных факторов на характер торфяных болот Казахстана // Проблемы физической географии. М., 1946. № 12. С. 107—127.

Смиренский А. А. Торфяные районы Казахской ССР // Тр. юбил. сес., посвящ. 100-летию со дня рождения В. В. Докучаева. М., 1949. С. 597—602.

Смиренский А. А. Болота Северного Казахстана // Вопросы географии. Гидрология. М., 1951. Сб. 26. С. 130—157.

Тарасов П. Е. Особенности позднего голоцена Кокчетавской возвышенности // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1991. № 6. С. 54—60.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 120 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 440 с.

Титов И. А. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М., 1952. 470 с.

Толмачев А. И. Ареал вида и его развитие // Проблемы вида в ботанике. М.; Л., 1958. Вып. 1. С. 293—316.

Толмачев А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. № 15. Вып. 3. 1970. С. 62—74.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Федорович Б. А. Природные зоны и высотные пояса // Казахстан. М., 1969. С. 294—307.

Флора Казахстана. Алма-Ата, 1956—1965. Т. 1—9.

Хмелев К. Ф. Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья. Воронеж, 1985. 168 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шмидт В. М. Количественные показатели в сравнительной флористике // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 929—940.

Шмидт В. М. О некоторых приемах сравнения систематической структуры флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 163—167.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 440 с.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л., 1966. 95 с.

Юрцев Б. А. Общие и региональные вопросы флорогенетики // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1468—1478.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 13—28.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 242—266.

Омский государственный педагогический университет Получено 29 II 1996

SUMMARY

In the mire coenoflora of Northern Kazakhstan 170 species of higher plants from 93 genera, 53 families and 5 divisions (*Magnoliophyta*, *Pinophyta*, *Polypodiophyta*, *Equisetophyta*, *Bryophyta*) were identified. The first place is taken by the flowering plants (72.9 % of species) and the mosses take the second place (23.5 %). The main families are *Cyperaceae* and *Sphagnaceae* and the main genera are *Carex* and *Sphagnum*. Mezohygrophilous and hygrophilous boreal types of the mire coenoflora of the region were recognised. The southern border of the forest-steppe zone coincides with the ecological boundary limiting the distribution of many species of the mire plants within the arid areas. Among geoelements golarctic (54.1 %), eurasian (22.4 %) and cosmopolitan (14.7 %) prevail. The composition of the mire coenoflora of Northern Kazakhstan is completely allochtonous. It originated at the humid phases of the Holocene due to migrations of boreal species into subarid and arid zones.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 581.526.325:582.251 (268.41)

© Yu. B. Okolodkov

PROTOPERIDINIUM FALK-PETERSENII SP. NOV. (*DINOPHYCEAE, PERIDINIALES*) FROM THE BARENTS SEA

Ю. Б. ОКОЛОДКОВ. НОВЫЙ ВИД *PROTOPERIDINIUM FALK-PETERSENII* (*DINOPHYCEAE, PERIDINIALES*) ИЗ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Protoperidinium falk-petersenii sp. nov., found in the marginal ice zone of the Barents Sea in the summer of 1995, is described. The first apical plate (*1'*) is of meta type and borders the first intercalary plate (*1a*). The type of connection between the plates *1'* and *1a* distinguishes this species from other *Protoperidinium* species and is similar to that in *Boreadinium* and *Oblea* species. The new species is pear-shaped, with porous rigid theca without antapical extensions like spines or horns, with slightly ascending deeply excavated cingulum and two epithecal intercalary plates. The plate pattern is characteristic of the subgenus *Archaeperidinium* of the genus *Protoperidinium* (*Po, 4', 2a, 7'', 5''', 2''''*).

Key words: *Protoperidinium*, species nov., Barents Sea.

The genus *Protoperidinium* Bergh contains about 260 species (Sournia, 1986). Forty-nine species of this genus have been reported from the Russian Arctic (Okolodkov, 1998). The infrageneric taxonomy in the genus *Protoperidinium* is based on tabulation, although certain variability in tabulation in the same species has long been known (Dangeard, 1927). In this paper a new species of the genus *Protoperidinium* is described.

Material and methods

Phytoplankton was sampled in June 1995 by the author of the present paper, during the cruise on board the R/V «Lance» organized by the Norwegian Polar Institute in Tromsø, with a plankton net, mesh 25 or 70 μm, from the depth of 20 m to the surface. The samples were fixed with formaldehyde to a final concentration 2 %. Compound Leitz LABORLUX S microscope equipped with the objectives 10/0.25 Ph, 40/0.65 Ph and 100/1.25 Oil Ph, and camera Wild MPS52 were used.

Results and discussion

The description of a new species of the genus *Protoperidinium* is given. The classification of dinoflagellates to the generic level by R. A. Fensome et al. (1993) is followed.

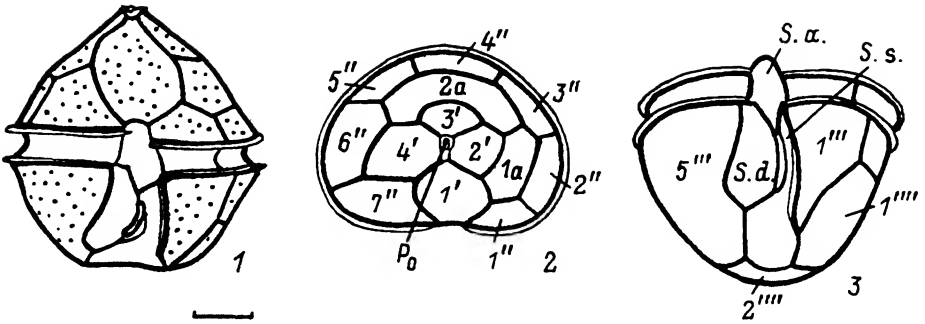
Genus *Protoperidinium* Bergh

Subgenus *Archaeperidinium* (Jörgensen) Balech

Group *Monovela* Abé.

Protoperidinium falk-petersenii Okolodkov sp. nov.

Cellula 44 μm longa, 40 μm lata, 34 μm alta, pyriformis, a ventre plus minusve pentagona, vix longior quam lata, dorsoventraliter complanata. Epitheca a ventre subtriangularis. Hypotheca trapezoidea, fovea antapicali haud profunda. Cingulum dextrorsum



Morphology of *Protoperidinium falk-petersenii.*

1 — a cell ventral view; *2* — the epitheca in apical view, *3* — the hypotheca in ventral-antapical view. *1—4'* — the apical plates, *1a* — the first intercalary plate, *2a* — the second intercalary plate, *1''—7''* the precingular plates, *1'''—5'''* — the postcingular plates, *1''''* and *2''''* — the first and second antapical plates, *S.a.* — the anterior sulcal plate, *S.d.* — the right sulcal plate, *S.s.* — the left sulcal plate. Scale bar 10 µm.

contortum, valde excavatum, membranis angustis. Sulcus ad antapicem subdilatatus, dextrorsum incurvatus. Lamella apicalis prima (*1'*) typi «meta», margine dextro valde convexo, cum lamella intercalari prima (*1a*) adjacens, qua nota species nostra a ceteris speciebus *Protoperidinii* differt. Lamellae intercalares duae, quarum prima (*1a*) altera duplo minor et lamellis sex adjacens. Lamellae thecales laeves, poris sparse tectae. Lamellarum formula: (*Po*, *4'*, *2a*, *7''*, *5'''*, *2''''*).

Holotypus: see figure, *1—3*.

Affinitas. Species structura epithecae ei *Boreadinii* Dodge et Hermes (*Po*, *4'*, *1a*) et minus *Obleae* Balech (*Po*, *3'*, *1a*) similis est, cellula a ventre pentagona, cingulo subanulari, lamellis intercalaribus assymmetrice dispositis et thecae ornamentatione *Protoperidinio monovelo* (Abé) Balech, 1974 (Abé, 1936) affinis est, sed minutie et lamella intercalari tertia nulla distinguitur.

Etymology. The specific name is in honour of Dr Stig Falk-Petersen of the Norwegian Polar Institute in Tromsø, Norway, the project and the ICE-BAR 1995 and 1996 cruises leader to the marginal ice zone of the Barents Sea.

Description. The cell is 44 µm long, 40 µm wide, 34 µm deep, pear-shaped, more or less pentagonal in ventral view, slightly longer than broad, dorsoventrally flattened. The epitheca is conical, almost triangular in ventral view, with a bluntly pointed apex. The hypotheca is trapezoidal, with shallow antapical depression. Thecal plates are smooth and sparsely covered with pores. The plate formula is *Po*, *4'*, *2a*, *7''*, *5'''*, *2''''*. Sutures are three times narrower than the cingulum.

The pore plate (*Po*) is relatively wide with a discernible elongated pore. The *1'* is wide, of meta type and borders the plates *2'*, *4'*, *1''*, *7''* and *1a* (see figure, *1*, *2*). The right margin of the *1'* is strongly convex and characteristically bent in the direction of the plate *7''*. The *1'* borders the first intercalary plate *1a*. Among other apicals, the plate *3'* is the smallest and the plate *4'* is bigger than the plate *2'*. The intercalaries are positioned asymmetrically, being shifted to the left side of the cell. The plate *2a* is twice as big as the *1a*. The *1a* borders six plates.

In the hypotheca, the *1'''* is narrow trapezoidal in shape, longer than wide (see figure, *3*). Its internal margin is slightly concave. The antapical plates are shifted to the left side of the cell so that the *1''''* forms the left side of the hypotheca.

The cingulum is slightly right-handed, deeply excavated (cavozone), with narrow lists. The sulcus widens slightly to the antapex and is curved to the right. The plate *S.a.* is relatively wide, with a narrow internal elongated part. The *S.d.* is slightly wider in its distal part and its external margin is concave. The *S.s.* is conspicuously concave along its internal margin. The right portion of the ventral area is not excavated.

Remarks. From the species of the group *Monovela* which have two intercalaries, the new species differs by its asymmetrical position of the intercalaries shifted to the left side of the cell. It is similar to *Protoperidinium monovelum* (Abé) Balech, 1974 (Abé, 1936) by its pentagonal cell shape in ventral view, almost circular cingulum, the asymmetrical location of the intercalaries and the thecal ornamentation. It differs from *P. monovelum* by its smaller size and by the absence of the third intercalary plate. The occurrence of two or three intercalaries and of symmetrical and asymmetrical patterns in the same species is not improbable in the subgenus *Archaeperidinium* (Abé, 1936). Difference in size between two intercalaries in the species which have only two intercalary plates is also common. Two intercalaries are also typical for the group *Excentrica*. Smooth porous thecal plates are also characteristic of *Protoperidinium mutsuense* (Abé) Balech, 1974 assigned to the group *Monovela* (see *Peridinium mutsuensis* Abé in Abé, 1936). Both *P. mutsuensis* and the new species have narrow cingular lists.

There is some morphological similarity between the new species and the genera *Boreadinium* and *Oblea*, in particular with the type species of the genus — *O. baculifera* Balech, 1964, in the connection between the first apical and the intercalary plates. The first apical plate bordering the only intercalary plate is characteristic of both genera which belong to the subfamily *Diplopsalioideae* of the family *Congruentidiaceae* (Fensome et al., 1993). The plate pattern of the genus *Boreadinium* is *Po, 4', 1a, 7(6)'', 5''', 1''''*. The plate pattern of the genus *Oblea* is *Po, 3', 1a, 6'', 5''', 2''''* (Balech, 1988); according to Sournia (1986), the genus may contain three or four apical plates. The intercalary plate is asymmetrically located and shifted to the left like the intercalaries in the new species. However, the shape of the first apical plate, the occurrence of only three apical and six precingular plates and prominent list along the left margin of the left sulcal plate do not allow to consider the new species closely related to the genus *Oblea*. The plate pattern of the new species is more similar to that of the genus *Boreadinium*. The only difference is in the number of intercalary plates (one in *Boreadinium* and two intercalaries in the new species). However, all known *Boreadinium* species have only one antapical plate.

Thus, the new species has the plate pattern typical of the genus *Protoperidinium*, in particular of the subgenus *Archaeperidinium*. It should be preliminary ascribed to the group *Monovela*, since it is characterized by the main features typical of the group. These are the pyriform body, two intercalary plates, not excavated ventral area except its sinistro-anterior portion and a flagellar wing (the left part of the plate *S.d.*) as the only extension of the hypotheca (Abé, 1981). However, in the new species the flagellar wing is not so large as in other species of the group *Monovela*, and the plate *S.p.* is longitudinally rather than transversely elongated.

Type locality. The Barents Sea, ice station 3 near the ice edge (CTD station 60), 77°30.2′ N, 34°36.1′ E, 22 June 1995.

Habitat. The surface layer 0—20 m, among small ice floes up to 50 m in diameter of medium first-year ice of 6 / 10—7 / 10 concentration, temperature −1.53—−1.03 °C and salinity 33.35—34.10; the strong ice melting is noted (temperature and salinity are calculated from fig. 31 in Orvik, Kuznetsov, 1996). The new species was found in the community dominated by diatoms *Fragilariopsis oceanica* (Cleve) Hasle, *Thalassiosira gravida* Cleve and a chrysophyte *Dinobryon balticum* (Schütt) Lemmermann. Other *Protoperidinium* species, *P. bipes* (Paulsen) Balech, *P. brevipes* (Paulsen) Balech, *P. cerasus* (Paulsen) Balech, *P. islandicum* (Paulsen) Balech, *Diplopsalis lenticula* Bergh and unidentified dinoflagellate cysts were observed along with the new species in the same net sample (Okolodkov, 1996).

Distribution. The geographical distribution of the species is unknown. The species has been previously reported as *Protoperidinium* cf. *monovelum* from the marginal ice zone of the Barents Sea in July—August 1996 (Okolodkov, 1997). It is most likely that the species rarely occurs in the seasonally ice covered Barents Sea.

Acknowledgements

My thanks are due to Dr S. Falk-Petersen and Dr H. Hop of the Norwegian Polar Institute in Tromsø, Norway, for making my visit to Norway and participation in the

ICE-BAR 1995 and 1996 cruises possible. I also thank the crew of the R/V «Lance» for their hospitality and providing the sampling. The advice of Prof. E. Balech from Argentina is greatly appreciated. Mrs N. N. Zabinkova courteously translated the diagnosis of the new species into Latin. Mrs Yu. R. Arsenjeva of the Department of Foreign Languages, the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, kindly corrected the English.

The author was financially supported by the Norwegian Polar Institute as a participant of the cruises on board the R/V «Lance» in 1995 and 1996, and by the Nordic Countries Scholarship Scheme 1996 for the Baltic Countries and Northwest Russia as a visiting research scientist at the Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø.

LITERATURE CITED

Abé T. H. Report of the biological survey of Mutsu Bay. 29. Notes on the protozoan fauna of Mutsu Bay. II. Genus *Peridinium*; subgenus *Archaeperidinium* // Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ., Sendai, Ser. 4, biol. 1936. Vol. 10. N 4. P. 639—686.

Abé T. H. Studies on the family *Peridiniidae*. An unfinished monograph of the armoured *Dinoflagellata*. Tokyo, 1981. viii+412 p. (Publ. Seto Mar. Biol. Lab., Spec. Publ. Ser.; Vol. 6.).

Balech E. Los dinoflagelados del Atlántico sudoccidental // Publ. Espec. Inst. Español Oceanogr. Madrid, 1988. N 1. P. 1—380.

Dangeard P. Notes sur la variation dans le genre *Peridinium* // Bull. Inst. Océanogr. Monaco. 1927. N 507. P. 1—16.

Fensome R. A., *Taylor F. J. R.*, *Norris G.*, et al. A classification of living and fossil dinoflagellates. Hanover; Pennsylvania, 1993. P. 1—351.

Okolodkov Y. B. Biodiversity and taxonomy of phytoplankton and ice-algae (Phytoplankton and sea-ice algae collected from the Barents Sea during the cruise of the R/V «Lance», in June 1995) // Ecological processes in the marginal ice-zone of the northern Barents Sea. ICE-BAR 1995, Cruise Report. Norsk Polarinstitutt Rapportserie, N 93 / Ed. by S. Falk-Petersen and H. Hop. Tromsø, Norwegian Polar Institute. 1996. P. 31—45.

Okolodkov Y. B. Biodiversity of planktonic and sea-ice algae // Ecological and physical processes in the marginal ice-zone during the summer melt period. The ICE-BAR 1996 cruise in the northern Barents Sea. Norsk Polarinstitutt Rapportserie, N 102 / Ed. by S. Falk-Petersen, H. Hop and G. Pedersen. Tromsø, Norwegian Polar Institute. 1997. P. 17—20.

Okolodkov Y. B. A checklist of dinoflagellates recorded from the Russian Arctic seas // Sarsia. 1998. Vol. 83. N 4. P. 267—292.

Orvik K. A., *Kuznetsov V.* ICE-BAR 1995, CTD observations // Ecological processes in the marginal ice-zone of the northern Barents Sea. Norsk Polarinstitutt Rapportserie, N 94 / Ed. by S. Falk-Petersen, H. Hop and G. Pedersen. Tromsø, Norwegian Polar Institute. 1996. P. 1—55.

Sournia A. Atlas du phytoplankton marin. Vol. 1. Introduction, Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées et Raphidophycées. Paris, 1986. P. 1—219.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 30 IX 1998

РЕЗЮМЕ

Описан новый вид *Protoperidinium falk-petersenii* sp. nov., найденный в зоне дрейфующих льдов в Баренцевом море в июне 1995 г. Первая апикальная пластинка (*1'*) типа meta граничит с первой вставочной пластинкой (*1a*). Тип связи между пластинками *1'* и *1a* отличает этот вид от других видов рода *Protoperidinium* и аналогичен таковому у видов родов *Boreadinium* и *Oblea*. Новый вид имеет грушевидную форму, две вставочных пластинки эпитеки, пористую твердую теку без антапикальных выростов типа шипов или рогов, со слегка восходящим глубоко вдавленным пояском. Формула теки характерна для подрода *Archaeperidinium* рода *Protoperidinium* (*Po*, *4'*, *2a*, *7''*, *5'''*, *2''''*).

УДК 582.998 : 581.9 (47)

© А. Н. Сенников

О ВИДАХ ГРУППЫ *CAESIA* РОДА *HIERACIUM* (*ASTERACEAE*) ВО ФЛОРЕ РОССИИ

A. N. SENNIKOV. ON THE SPECIES OF THE *CAESIA* GROUP OF THE GENUS *HIERACIUM* (*ASTERACEAE*) IN THE FLORA OF RUSSIA

Дан критический обзор видов группы *Hieracium caesium* s. l., произрастающих на территории России.

Ключевые слова: *Hieracium*, флора, Россия.

Рассматриваемые в данной статье виды рода *Hieracium* L. были отнесены различными авторами либо в качестве подвидов к сборному виду *H. caesium* (Fries) Fries s. l. (Zahn, 1921—1923), либо к подсекции *Caesia* Dahlst. секции *Vulgata* Dahlst. (= sect. *Hieracium*) (Dahlstedt, 1894; Юксип, 1960; Шляков, 1989). При значительном разнообразии опушения листочков обертки эти виды объединяются сизой или сизо-зеленой окраской толстоватых, ланцетных или яйцевидно-ланцетных листьев, отличающей их от видов группы (подсекции в смысле H. Dahlstedt) *Vulgata genuina*, также имеющих более или менее ланцетные, но обычно тонкие листья без сизого оттенка. Мы полагаем, что различия между группами *Vulgata* и *Caesia* недостаточны для признания их в ранге подсекций и рассматриваем их в качестве серий в пределах подсекции *Vulgata* Dahlst.

Ниже дается критический конспект видов группы *Caesia*, произрастающих (или указанных в литературе как произрастающие) на территории Российской Федерации. Объем группы несколько изменен за счет отнесения к ней *H. coniops* Norrl., также имеющего сизоватые листья без простых волосков. Ключ для определения видов дополнен видами *H. saxifragum* Fr. и *H. coronarium* Brenn. (= *H. adunans* Norrl.), схожими с видами группы *Caesia*. Синонимика и номенклатура рассматриваемых видов полностью переработаны. Распространение видов указывается в соответствии со схемой и обозначениями, принятыми во «Флоре европейской части СССР» («Флоре Восточной Европы»). Более подробно, при необходимости — с уточнением характера местообитания, указано распространение в пределах Ладожско-Ильменского района (Лад.-Ильм.) «Флоры», где виды были изучены в природе. Для тех видов, понимание которых сильно изменено по сравнению с трактовкой во «Флоре СССР» (Юксип, 1960) и «Флоре европейской части СССР» (Шляков, 1989), составлены новые описания. К сожалению, большинство цитируемых названий еще не типифицированы, что делает их применение несколько условным.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ГРУППЫ *CAESIA*

1. Листочки обертки с единичными до очень редких простыми волосками или без них, с рассеянными до обильных железистыми волосками (0.5) 0.8—1.5(1.8) мм дл. Листья розетки сверху без простых волосков либо только по краю с немногочисленными простыми волосками, сизовато-зеленые, толстоватые; листочки обертки с рассеянными железистыми 0.5—0.8 мм дл. и единичными простыми волосками . . . . *H. porrigens.*
+ Листочки обертки с редкими до обильных простыми волосками . . . . 2.
2. Простые волоски на листочках обертки редкие до частоватых, почти полностью темные. Листочки обертки с довольно частыми железистыми 0.4—0.6(0.8) мм дл. и редкими до частоватых жесткими простыми 0.5—1.0(1.2) мм дл. волосками; листья розетки с сизоватым оттенком или зеленые, сверху всегда с редкими до рассеянных простыми волосками . . . . *H. coronarium.*
+ Простые волоски на листочках обертки (рассеянные) довольно частые до обильных, светлые с темным основанием. Листья розетки сизые или сизо-зеленые,

сверху без простых волосков, иногда (внутренние) с редкими простыми волосками . . . . 3.

3. Листья розетки интенсивно сизые, сверху только со звездчатыми волосками, по краю с редкими очень мелкими (0.1 мм дл.) железистыми волосками. Листочки обертки с рассеянными до частоватых желтоватыми железистыми волосками 0.1—0.3(0.5) мм дл., довольно редкими короткими (0.5—1.0 мм дл.) простыми и звездчатыми волосками; ножки корзинок с многочисленными железистыми 0.2—0.3 мм дл. и очень редкими простыми волосками . . . . . . *H. saxifragum.*

+ Листья розетки более или менее сизо-зеленые, по краю без железистых волосков. Листочки обертки с черноватыми железистыми волосками . . . . 4.

4. Листочки обертки с частыми простыми и редкими до рассеянных железистыми волосками 0.2—0.4(0.7) мм дл., причем последние доходят до верхушек листочков (особенно заметны на укороченных наружных листочках), большей частью по краю с редкими звездчатыми и малоклеточными волосками . . . . *H. prolixiforme.*

+ Листочки обертки с простыми и единичными до редких железистыми волосками 0.1—0.2(0.4) мм дл. (причем последние располагаются только в нижней половине листочка), реже только с простыми волосками . . . . 5.

5. Листочки обертки узкие, узко оттянутые на верхушке, большей частью со светлой неопушенной каймой, с редкими до рассеянных звездчатыми волосками почти исключительно по спинке листочка, реже совсем без них . . . . . *H. caesium.*

+ Листочки обертки не узко оттянутые на верхушке . . . . 6.

6. Листочки обертки узковатые, с довольно редкими до рассеянных железистыми волосками 0.1—0.3 мм дл., довольно частыми простыми и довольно редкими звездчатыми волосками, без каймы и хохолка из малоклеточных волосков . . . . *H. coniops.*

+ Листочки обертки широковатые, по краю с каймой из звездчатых и малоклеточных волосков, реже почти без них, по всей поверхности обычно с (редкими) рассеянными до частых звездчатыми волосками, на верхушке обычно с хохолком из длинных малоклеточных волосков . . . . *H. ravidum.*

Конспект видов группы *Caesia*

1. *H. caesium* (Fries) Fries, 1848, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. 114 : 112; Zahn, 1921, in Engl. Pflanzenreich, 76 : 437, s. str.; Юксип, 1960, во Фл. СССР, 30 : 354, p. p.; Uksip, 1961, in Eesti NSV Floora, 7 : 196, p. p.; P. D. Sell et C. West, 1976, in Fl. Europ. 4 : 378; Шляк. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 274, p. p. — *H. vulgatum* Fries var. *caesium* Fries, 1819, Novit. Fl. Suec., ed. 1 : 76. — *H. plumbeum* Fries 1848. l. c. : 111. — *H. caesium* subsp. *plumbeum* (Fries) Zahn, 1921, l. c. : 439. — *H. bifidum* auct. non Kit. : Fries, 1862, Upsal. Univ. Årsskr. (Mat.-Nat.), 1862 : 93; Lindeb. 1874, in Blytt, Norg. Fl. 2 : 657; Norrl. 1906, in Mela, Suomen Kasvio, ed. 5 : 720.

Растения с розеткой прикорневых листьев. Листья розетки сизо-зеленые или сизые, толстоватые, в числе 2—5, ланцетные или узколанцетные (отношение длины к ширине 2.2—4.0), с узкоклиновидным или клиновидным основанием, острые, с мелкими узкими или шипиковидными зубцами, с довольно длинным (1/3—2/3 от длины пластинки) черешком, сверху без волосков, реже со звездчатыми или с единичными простыми волосками, снизу с простыми и звездчатыми волосками; стеблевой лист 1 или редуцирован. Листочки обертки светлые, 10—12 мм дл., 0.8—1.0 мм шир., узкотреугольные или почти линейные, от середины узко оттянутые, тонко заостренные, по спинке с единичными до редких железистыми волосками 0.1—0.3 мм дл. (только в нижней половине листочка) или без них, рассеянными светлыми простыми и редкими до рассеянных звездчатыми волосками, по краю с белесой, обычно не опушенной каймой, на верхушке без хохолка, реже с немногими длинными малоклеточными волосками. Ножки корзинок с единичными до редких (рассеянных) простыми, иногда также с единичными до редких железистыми 0.1—

0.3 мм дл. волосками, с прозрачным звездчатым опушением. Язычки цветков темножелтые, без ресничек. Рыльца с темными шипиками.

Описан из Швеции: «In betuletis asperis ad Braas etc».

Распространение. В. Евр.: С. (Кар.-Мурм.); П.; Ц. (Лад.-Ильм.: северная часть Карельского перешейка). Вне России: Сканд., Балт., Ср. Евр.

Сосновые и смешанные леса, опушки.

2. *H. ravidum* Brenn. 1892, Medd. Soc. Fauna Fl. Fenn. 18:113. — *H. murorum* L. subsp. *galbanum* Dahlst. ex N. J. Andersson, Bot. Not. (Lund), 1890:95, nom. nud. — *H. galbanum* Dahlst. ex Brenn. 1892, l. c.:113, nom. nud. — *H. caesium* (Fries) Fries subsp. *galbanum* Dahlst. 1894, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 26, 3:20; Zahn, 1921, in Engl. Pflanzenreich, 76:440. — *H. caesium* (Fries) Fries subsp. *ravusculum* Dahlst. 1894, l. c.:15, id.1901, Bih. Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 27, 13:35, Zahn, 1921, l. c.:438. — *H. galbanum* (Dahlst.) Dahlst. 1896, Hier. Scand. Exs. 9:54, 55; Norrl. 1906, in Mela, Suomen Kasvio, ed. 5:719; Юксип, 1960, во Фл. СССР, 30:353, cum auct. «Dahlst. ex Anders.»; Üksip, 1961, in Eesti NSV Floora, 7:192; P. D. Sell a. C. West, 1976, in Fl. Europ. 4:378, cum auct. «Dahlst. ex N. J. Andersson»; Шляк. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8:274, cum auct. «(Dahlst. in N. J. Andersson) K. Joh.». — *H. ravusculum* (Dahlst.) K. Joh. 1928, Ark. Bot. 21A, 4, 15:85; Юксип, 1960, цит. соч.:355, cum auct. «Dahlst.»; Üksip, 1961. l. c.:200; P. D. Sell a. C. West, 1976, l. c.:487, in ind.; Шляк. 1989, цит. соч.:274, cum auct. «(Dahlst.) Dahlst.».

Растение с розеткой прикорневых листьев. Листья розетки сизо-зеленые, толстоватые, в числе 3—6, ланцетные, широколанцетные, ромбические или яйцевидно-ланцетные (отношение длины к ширине 1.8—3.0), с клиновидным или ширококлиновидным, реже почти закругленным или усеченным основанием, более или менее острые, с мелкими или довольно крупными зубцами, с длинным (1/2—1 от длины пластинки) черешком, сверху с единичными до рассеянных простыми волосками или без них, по средней жилке со звездчатыми волосками или без них, снизу с простыми и звездчатыми волосками; стеблевые в числе (0)1—2, ланцетные или яйцевидно-ланцетные, сверху обычно со звездчатыми волосками. Листочки обертки 10—12 мм дл., 0.8—1.5 мм шир., темные, широкотреугольные, постепенно оттянутые к притупленной верхушке, с единичными до очень редких железистыми волосками 0.1—0.3 мм дл. только в нижней половине листочка, более или менее по всей поверхности с рассеянными до довольно частых светлыми простыми волосками, по краю обычно с широкой каймой из звездчатых и малоклеточных волосков (первые по спинке редкие до рассеянных), на верхушке с хохолком из длинных извилистых малоклеточных волосков. Ножки корзинок с редкими простыми и единичными железистыми 0.1—0.3 мм дл. волосками, с плотным звездчатым опушением. Язычки цветков темно-желтые, без ресничек. Рыльца с черными шипиками.

Описан из Финляндии: «Kyrkslätt, Strömsby, fuktig blandskog af hufvudsakligen tall; ... från Tenala, ... från Lojo, Karkkali udde ...».

В травяных сосновых лесах.

Распространение. В. Евр.: С. (Кар.-Мурм.); П.; Ц. (Лад.-Ильм.: Карельский перешеек, острова Финского залива, пос. Лисино-Корпус). Общ. распр.: Сканд., Балт., Ср. Евр.

3. *H. prolixiforme* Norrl. 1889, in Herb. Mus. Fenn., ed. 2, 1:149; Юксип, 1960, во Фл. СССР, 30:349; P. D. Sell a. C. West, 1976, in Fl. Europ. 4:486, in ind.; Шляк. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8:276. — *H. vulgatum* Fries var. *basifolium* Fries, Herb. Norm. Fasc. 2:N 10, nom. nud. — *H. vulgatum* subsp. *basifolium* Fries ex Almq. 1881, Stud. Slägt. Hier.:23, nom. nud. — *H. murorum* L. subsp. *basifolium* Fries ex Stenstr. 1889, Värml. Archier.:43. — *H. caesium* subsp. *basifolium* (Fries ex Stenstr.) Dahlst. 1894, Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 26, 3:38; Zahn, 1921, in Engl. Pflanzenreich, 76:445. — *H. basifolium* (Fries ex Stenstr.) Brenn. 1892, Meddel. Soc. Fauna Fl. Fenn. 18:110; Юксип, 1960, цит. соч.:348; P. D. Sell. a C. West, 1976, l. c.:480, in ind. — *H. caesium* subsp. *prolixiforme* (Norrl.) Zahn, 1921, l. c.:448, in nota.

Растение с розеткой прикорневых листьев. Листья розетки сизо-зеленые или сизые, толстоватые, в числе 3—7, ланцетные или слабояйцевидно-ланцетные, с клиновидным или узкоклиновидным основанием, заостренные или притупленные, с мелкими узкими, часто шипиковидными зубцами, с довольно длинным (1/3—2/3 от длины пластинки) черешком, сверху с единичными до частых простыми, по средней жилке иногда также со звездчатыми волосками, снизу с простыми и звездчатыми волосками; стеблевые в числе 1—4, ланцетные, яйцевидно-ланцетные или яйцевидно-эллиптические, с шипиковидными зубцами, сверху без волосков или с единичными до частых простыми, иногда также со звездчатыми волосками по средней жилке. Листочки обертки 10—13 мм дл., 0.9—1.5 мм шир., широкотреугольные, острые или слегка притупленные, с редкими до рассеянных железистыми волосками 0.2—0.4(0.5—0.7) мм дл. по всей длине листочка, с рассеянными до довольно частых, в нижней половине темными простыми и очень редкими до редких звездчатыми волосками, без хохолка или с немногими длинными малоклеточными волосками на верхушке. Ножки корзинок с единичными до редких простыми и железистыми 0.2—0.3 мм дл. волосками, с плотным звездчатым опушением. Язычки цветков темно-желтые, без ресничек. Рыльца с черными шипиками.

Описан из Финляндии: «Ta: Asikkala».

Распространение. В. Евр.: А. (Аркт.-Евр.); С. (Кар.-Мурм.); П.; Ц. (Лад.-Ильм.). Общ. распр.: Сканд., Балт., Ср. Евр.

В пределах Ладожско-Ильменского района приурочен к различным вариантам травяных сосновых лесов, часто на щелочных почвах.

Примечание. Вопреки мнению Р. Н. Шлякова (1989:275), считавшего невозможным обнаружение *H. basifolium* в Восточной Европе, этот широко распространенный вид не только встречается на территории Восточной Европы, но и к нему должна быть отнесена бóльшая часть сборов *H. caesium* s. l., хранящихся в гербариях Санкт-Петербурга (LE, LECB). Собственно *H. prolixiforme* в понимании Юксипа и Шлякова охватывает только растения с длинными узколанцетными светлыми прикорневыми листьями. К этой же форме, собранной на территории Карелии, принадлежит указание А. Я. Юксипом (1960:352) вида *H. osiliae* (Dahlst.) Juxip ex Schljak. (возможно, это название также является синонимом *H. prolixiforme*). Название «*H. basifolium* Fr.» традиционно применяется к формам этого вида с более короткими и широкими темными листьями. Мы не смогли найти признаки, надежно разграничивающие упомянутые формы, которые иногда встречаются совместно, и предпочитаем рассматривать их как один, изменчивый по форме и цвету листьев вид, в пределах которого можно выделить следующие разновидности.

H. prolixiforme Norrl. var. *prolixiforme*. — Folia laete glauco-viridia, angusta.
Листья светлые сизо-зеленые, узкие.

H. prolixiforme Norrl. var. nemorum (Fries ex Lindeb.) Sennik. comb. nov. — *H. caesium* (Fries) Fries var. *nemorum* Fries ex Lindeb. 1874, in Blytt, Norges Fl.: 654, descr. norveg. — *H. murorum* L. subsp. *basifolium* Fries ex Stenstr. 1889, Värml. Archier.: 43. — Folia atro glauco-viridia, lata.
Листья темные сизо-зеленые, широкие.

4. *H. caesiomurorum* Lindeb. 1872, Hierac. Scand. Exs. 2: N 59; Юксип, 1960, во Фл. СССР, 30:344; P. D. Sell a. C. West, 1976, in Fl. Europ. 4:378; Шляк. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8:277. — *H. caesium* (Fries) Fries subsp. *caesiomurorum* (Lindeb.) Zahn, 1921, in Engl. Pflanzenreich, 76:451.

Растение с розеткой прикорневых листьев. Листья розетки сизо-зеленые, толстоватые, ланцетные, яйцевидно-ланцетные или ромбические, на длинных черешках, с мелкими или довольно крупными узкими зубцами, острые, с клиновидным основанием, сверху с рассеянными до частоватых простыми, по средней жилке часто также со звездчатыми волосками. Листочки обертки 10—11 мм дл., 0.8—1.3 мм шир., с редкими до рассеянных железистыми 0.2—0.6(0.8) мм дл., рассеянными до частоватых темными простыми и звездчатыми волосками, на верхушке обычно с широкой плотной каймой из звездчатых и коротких малоклеточных волосков. Ножки корзинок с частыми железистыми 0.2—0.3(0.4) мм дл. и редкими простыми волосками, с плотным звездчатым опушением. Язычки цветков без ресничек. Рыльца с черными шипиками.

Тип: «Suecia, in Smolandia borealis, medio Julii, N 59 (Hierac. Scand. Exs., Fasc. 2), C. Lindeberg» (GB, iso — LE!, H!).

Распространение. В. Евр.: С. (Кар.-Мурм.). Указывался для Ц. (Лад.-Ильм.) (Юксип, 1960; Шляков, 1989), но без подтверждения гербарными материалами. Общ. распр.: Сканд., Атл. Евр.

В пределах этого вида иногда встречаются растения с листочками обертки почти без каймы из коротких малоклеточных и звездчатых волосков. Подобные формы нами отмечены и у других видов *Hieracium* с окаймленными обертками (*H. silenii* (Norrl.) Norrl.). Полное совпадение других признаков этих растений с типичными экземплярами вида и совместное с ними произрастание заставляет нас трактовать такие растения в качестве разновидности *H. caesiomurorum*.

H. caesiomurorum Lindeb. var. chlorelliceps (Norrl. ex Juxip) Sennik. comb. nov. — *H. chlorelliceps* Norrl. ex Juxip, 1961, Бот. мат. (Ленинград). 21:416, Юксип, 1960, во Фл. СССР, 30:243, nom. invalid.; Шляк. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8:275.

Тип: «Rossia borealis, ad fl. Onega, prope pagum Kirilova, in colle herbido, 14 VII 1899, (Norrlin, 1906, Hier. Exs., Fasc. 8, N 71), A. Cajander, J. Lindroth» (H!, iso — LE!).

5. *H. coniops* Norrl. 1889, in Herb. Mus. Fenn., ed. 2, 1:150; Юксип, 1960, во Фл. СССР, 30:256; Шляк. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8:254. — *H. umbricola* Th. Sael. ex Norrl. 1889, l. c.: 150, 111. — *H. subramosum* Lönnr. subsp. *coniops* (Norrl.) Zahn, 1821, in Engl. Pflanzenreich, 76:461.

Растения с розеткой прикорневых листьев. Листья розетки сизовато-зеленые, в числе 3—5, ланцетные, продолговато-ланцетные, ромбические или слабояйцевидно-ланцетные (отношение длины к ширине 2.5—4.0), с узкоклиновидным или клиновидным основанием, острые, с мелкими или крупными узкими зубцами, с обычно коротким (1/4—1/2, редко до 1 от длины пластинки) черешком, сверху с рассеянными до обильных звездчатыми волосками, иногда также по краю, редко (у наружных листьев) по всей пластинке с простыми волосками 0.8—1.2 мм дл., снизу с простыми и звездчатыми волосками; стеблевых листьев 1—2(3), сверху со звездчатыми волосками. Листочки обертки темные, 10—11 мм дл., 0.8—1.1 мм шир., узкотреугольные, острые, по спинке с единичными до редких железистыми 0.1—0.3 мм дл. и светлыми рассеянными до частоватых простыми волосками 0.7—1.2 мм дл., по всей поверхности с рассеянными до частых звездчатыми волосками, обычно с хохолком из длинных малоклеточных волосков. Ножки корзинок с единичными простыми волосками и плотным звездчатым опушением. Язычки цветков темно-желтые, без ресничек. Рыльца с черными шипиками.

Описан из Финляндии: «Ta, Sb, Kb, On, Kp, Ks, Lkem».

В травяных сосновых и березовых лесах.

Распространение. В. Евр.: А. (Аркт.-Евр.: Кольский п-ов), С. (Кар.-Мурм.; Дв.-Печ.: зап.), Ц. (Лад.-Ильм.: северная часть Карельского перешейка и острова Финского залива). Общ. распр.: Сканд.

6. *H. porrigens* Almq. ex Dahlst. 1894, Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 26, 3:48, 54, s. str.; Шляк. 1966, во Фл. Мурм. обл. 5:362; P. D. Sell a. C. West, 1976, in Fl. Europ. 4:486, in ind.; Шляк. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8:276. — *H. porrigens* Almq. ex Lönnr. 1882, Öfvers. Vet.-Akad. Förhandl. 39, 4:58, nom. invalid. provis. — *H. fulvescens* Norrl. 1888, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 3, 4:101; Шляк. 1989, цит. соч.: 276. — *H. sordidescens* Norrl. 1889, in Herb. Mus. Fenn., ed. 2, 1:112, nom. illegit. superfl.; Юксип, 1960, во Фл. СССР, 30:258; P. D. Sell a. C. West, 1976, l. c.: 488, in ind. — *H. basifolium* (Fries ex Stenstr.) Brenn. subsp. *cereolinum* Norrl. 1906, in Mela, Suomen Kasvio, ed. 5:722. — *H. caesium* (Fries) Fries subsp. *cereolinum* (Norrl.) Zahn, 1921, in Engl. Pflanzenreich, 76:446, in nota. — *H. levicaule* Jord. subsp. *sordidescens* (Norrl.) Zahn, 1921, l. c.: 405. — *H. caesium* subsp. *porrigens* (Almq. ex Lönnr.) Zahn, 1921, l. c.: 453. — *H. cereolinum* (Norrl.) Juxip ex Schljak. 1989, цит. соч.: 276; Юксип,

1960, цит. соч.: 262; comb. invalid.; P. D. Sell a. C. West, 1976, l. c.: 481, in ind., comb. invalid.

Растение с розеткой прикорневых листьев. Листья розетки сизовато-зеленые, толстоватые, в числе 3—5, ланцетные или узколанцетные (отношение длины к ширине 2.5—3.0), острые, с клиновидным или узкоклиновидным основанием, с коротким (1/5—1/2 от длины пластинки) черешком, с мелкими узкими, иногда шипиковидными зубцами, сверху по средней жилке со звездчатыми волосками, снизу с простыми и звездчатыми волосками; стеблевые в числе 2—3, слабояйцевидно-ланцетные, сидячие или с коротким черешком, сверху с частыми звездчатыми волосками. Листочки обертки 10—11 мм дл., 0.8—1.0 мм шир., линейные, острые, с частыми железистыми 0.5—0.8 мм дл., единичными темными простыми волосками, которые могут отсутствовать, и рассеянными до частоватых звездчатыми волосками, без хохолка. Ножки корзинок с рассеянными железистыми 0.3—0.5 мм дл. и единичными простыми волосками или без последних, с прозрачным звездчатым опушением. Язычки цветков темно-желтые, без ресничек. На рыльцах шипики с темными остриями.

Описан из Швеции.

В травяных сосновых, иногда скальных лесах.

Распространение. В. Евр.: С. (Кар.-Мурм.); Ц. (Лад.-Ильм.: Кузнечное, Петяярви). Общ. распр.: Сканд.

Из обитающих на территории России видов группы *Caesia* s. l. во «Флоре европейской части СССР» приводятся также *H. demetrii* Schljak. и *H. pomoricum* Juxip, которые мы предпочитаем относить к группе *Vulgata* s. l. Во «Flora Europaea» (Sell, West, 1976) к группе *Caesia* отнесен вид *H. adunans* Norrl., который, на наш взгляд, также более близок к группе *Vulgata* и может быть в нее включен. Включенный Р. Н. Шляковым (1989) в группу *Caesia* вид *H. adlerzii* Almq. ex K. Johanss. мы вслед за K. H. Zahn (1921—1923) предпочитаем сближать с *H. subramosum* Lönnr. (*Vulgata* s. l.).

Статья подготовлена при финансовой поддержке Подпрограммы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Шляков Р. Н. Ястребинка — *Hieracium* L., Ястребиночка — *Pilosella* Hill // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 8. С. 140—379.

Юксип А. Я. Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 30. С. 1—698.

Dahlstedt H. Bidrag till sydöstra Sveriges (Smålands, Östergötlands och Gotlands) *Hieracium*-flora. III. *Archieracia*, Sectio I. *Vulgata*, Subsection *Caesia* et *Vulgata* genuina, Sectio II. *Oreadea*, III. *Rigida*, IV. *Foliosa* // Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 1894. Bd 26, N 3. P. 1—266.

Sell P. D., West C. Hieracium L. (incl. *Pilosella* Hill) // Flora Europaea. Cambridge; London; New York; Melbourne, 1976. P. 359—410.

Zahn C. H. Compositae — Hieracium // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1921—1923. H. 75—77, 79, 82. S. 1—1705.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: sennikov@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 27 X 1997

SUMMARY

A critical account reveals 6 species of the group *Caesia* in the genus *Hieracium* in the flora of Russia. Six species names *H. chlorelliceps* Norrl. ex Juxip. *H. cereolinum* (Norrl.) Juxip ex Schljak., *H. fulvescens* Norrl., *H. galbanum* (Dahlst.) Dahlst., *H. ravusculum* (Dahlst.) K. Joh. and *H. basifolium* (Fries ex Stenstr.) Brenn. are reduced into synonymy. Nomenclatural data for each name taken into account are verified.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК (582.998 + 582.394.72) : 581.9 (571.54)

© О. А. Аненхонов, Е. Г. Мартусова

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ *TRIDACTYLINA KIRILOWII* (*ASTERACEAE*) И *CAMPTOSORUS SIBIRICUS* (*ASPLENIACEAE*) В БУРЯТИИ

O. A. ANENKHONOV, E. G. MARTUSOVA. THE NEW LOCALITIES OF *TRIDACTYLINA KIRILOWII* (*ASTERACEAE*) AND *CAMPTOSORUS SIBIRICUS* (*ASPLENIACEAE*) IN BURYATIA

Приведены сведения о новых местонахождениях узколокального эндемика Южного Прибайкалья *Tridactylina kirilowii* и редкого в Сибири растения *Camptosorus sibiricus*. Дана характеристика местообитаний, отмечены некоторые особенности биологии видов, в частности более ранние по сравнению с известными сроки цветения и спороношения. Для охраны этих видов рекомендуется расширить к югу территорию Байкальского государственного заповедника.

Ключевые слова: флора, Бурятия, редкие растения, *Tridactylina*, *Camptosorus*.

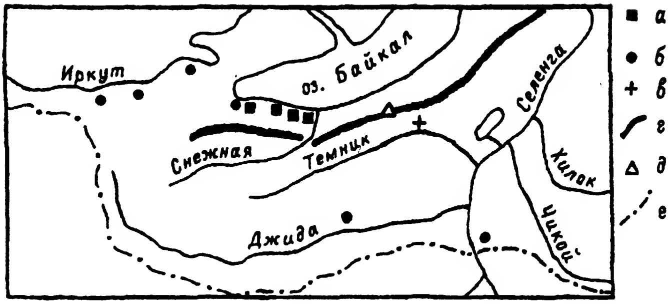
В июле 1992 г. нами проводились флористико-геоботанические исследования в малоизученном районе юга Бурятии — долине р. Темник, одного из крупных левых притоков р. Селенги. В ходе этих работ были обнаружены местообитания *Tridactylina kirilowii* (Turcz.) Sch. Bip.,[1] занесенного в Красные книги СССР (Красная..., 1984), РСФСР (Красная..., 1988) и Бурятии (Красная..., 1988), а также *Camptosorus sibiricus* Rupr., редкого растения Сибири (Редкие..., 1980), внесенного в «Красную книгу Бурятской АССР» (1988) (см. рисунок).

Tridactylina kirilowii — эндемичный вид и единственный эндемичный род Прибайкалья с неясным происхождением (Попов, 1959), родственный роду *Dendranthema* (DC.) Des Moul. (Цвелев, 1961). До нашей находки был известен только на южном побережье Байкала на протяжении от ст. Слюдянка до ст. Выдрино (Попов, 1959; Попов, Бусик, 1966; Пешкова, 1979), причем лишь популяция в окрестностях ст. Выдрино относится к территории Бурятии. Указание Н. Н. Цвелева (1961) на присутствие *Tridactylina kirilowii* в Даурском флористическом районе (согласно районированию «Флоры СССР» (1934 : 236)) в более поздних флористических работах не подтверждается. Не найден этот вид и в Северной Монголии (Грубов, 1982; Губанов, 1996).

Обнаруженная нами популяция *T. kirilowii* находится в Селенгинском р-не Бурятии, в 15—16 км к западу от пос. Таежный, на левом берегу р. Темник, разделяющей хребты Хамар-Дабан и Малый Хамар-Дабан. Расстояние до ближайшей популяции у ст. Выдрино составляет около 75 км. Но весьма существенно то, что выявленная в долине р. Темник популяция отгорожена от основного ареала хребтом Хамар-Дабан, причем его участком с наибольшими высотами (гора Сохор — 2316 м над ур. м.). Отсутствие близкорасположенных транспортных путей на участке произрастания *T. kirilowii* почти исключает возможность заноса ее человеком. Следовательно, можно предполагать либо ее орнитохорию (анемохория, на наш взгляд, исключена), либо коренной характер местонахождения. В последнем случае небольшая дизъюнкция в ареале может быть свидетельством его сокращения по сравнению с исходным.

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мохообразных — по работе М. С. Игнатова, О. М. Афониной (1992).



Местонахождения *Tridactylina kirilowii* и *Camptosorus sibiricus* на юге Прибайкалья и Западного Забайкалья.

а — ранее известные местонахождения *Tridactylina kirilowii*, *б* — ранее известные местонахождения *Camptosorus sibiricus*, *в* — новое местонахождение *Tridactylina kirilowii* и *Camptosorus sibiricus*, *г* — водораздел хребта Хамар-Дабан, *д* — гора Сохор (2316 м над ур. м.), *е* — государственная граница.

Популяция *T. kirilowii* в долине р. Темник представлена немногочисленными экземплярами (выявлено 11 особей), произрастающими на песчано-галечных наносах вдоль русла реки. Вместе с ними произрастают с небольшим обилием *Ptarmica alpina* (L.) DC.,[2] *Agrostis trinii* Turcz., *Arabis sagittata* (Bertol.) DC., *Artemisia commutata* Bess., *A. integrifolia* L., *Astragalus alpinus* L., *A. inopinatus* Boriss., *Bromopsis inermis* (Leyss). Holub, *Chamaenerion latifolium* (L.) Th. Fries et Lange, *Chelidonium majus* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Festuca rubra* L., *Galium boreale* L., *Halenia corniculata* (L.) Cornaz, *Juncus alpino-articulatus* Chaix, *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej., *Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb., *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Populus suaveolens* Fisch., *Seseli seseloides* (Turcz.) Hiroe, *Tanacetum vulgare* L. Общее проективное покрытие составляет около 10 %, и растения произрастают, как правило, разрозненно. По флористическому составу описанная группировка практически полностью отличается от фитоценозов с *Tridactylina kirilowii* с южного побережья Байкала (Дюрягина, 1983; Саутин, Дутина, 1990). Однако по условиям экотопа эти популяции очень близки. Нашей находкой подтверждается заключение о влаголюбии вида (Саутин, Дутина, 1990; Саутин, 1996), его гелиофильности и пионерном характере экологии (Дюрягина, 1983; Саутин, Дутина, 1990; Саутин, 1996). Примечателен факт заметно более раннего цветения особей во вновь выявленной популяции по сравнению с известными для *T. kirilowii* сроками. Так, в долине р. Темник *T. kirilowii* обнаружен в фазе массового цветения 15 июля, тогда как наиболее ранней датой начала цветения было известно 20 июля (Саутин, Дутина, 1990; Саутин, 1996).

Camptosorus sibiricus — вид, находящийся в Южной Сибири у западного предела распространения (Малышев, Пешкова, 1979). По литературным сведениям (Попов, 1957; Бусик, 1979; Сергиевская, 1966; Флора Сибири, 1988), в Бурятии было известно 4 местонахождения — 2 пункта в Тункинском р-не (и, кроме того, у границы района в окрестностях с Тибельти в Иркутской обл.), долина р. Армак в Джидинском районе и окрестности г. Кяхта. Нами обнаружен еще один пункт произрастания *Camptosorus sibiricus*: левый борт долины р. Темник в 4 км к западу от пос. Таежный. Местообитанием для данного вида служит останцовый скальник на южном склоне отрога хребта Хамар-Дабан, покрытого ксерофитным травяным сосняком. Скальник сложен сильно выветренными эффузивными породами среднего (кварцевый порфир) и кислого (дайк) состава (консультация получена у д.г.-м.н. Д. И. Царева). Такой состав пород расширяет представление об экологии *C. sibiricus*, так как ранее этот вид нередко собирался на карбонатных породах (Сергиевская, 1966; Флора Сибири, 1988). Куртинки *C. sibiricus* приурочены к затененным расщелинам и углублениям в скальнике, преимущественно с его северо-западной и западной сторон. Состояние особей *C. sibiricus* хорошее, спороношение обильное и более раннее, чем приводится у Л. П. Сергиевской (1966:31 «Споры в августе»). Вместе с ним встречаются *Allium tenuissimum* L., *Artemisia commutata*, *Carex argunensis* Turcz. ex Trev., *Aleuritopteris argentea* (S. F. Gmel.) Fée, *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey., *Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr., *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring., *Silene repens* Patrin, *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br., *Youngia tenuifolia* (Willd.) Babc. et Stebb. Общее проективное покрытие травяного яруса — 25 %. Более обильны мхи, образующие почти сплошной покров на некоторых участках скальника, особенно на уступах, полого наклонных поверхностях и в углублениях (покрытие 40 %). Наибольшее участие в составе мохового покрова принимает *Pylaisiella polyantha* (Hedw.) Grout, реже встречаются *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch. и *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.

---

[2] Определение растений здесь и далее — О. А. Аненхонов.

Новые местонахождения *Tridactylina kirilowii* и *Camptosorus sibiricus* располагаются на небольшом удалении (5—15 км) от юго-восточной границы Байкальского государственного биосферного заповедника (БГБЗ). Учитывая рекомендации, данные в «Красной книге Бурятской АССР» (1988), считаем необходимым взять под охрану выявленные популяции путем включения территории их произрастания в БГБЗ. Следует отметить, что при этом будет взята под охрану и имеющаяся на этом участке долины р. Темник популяция *Allium altaicum* Pall., также включенного в «Красную книгу РСФСР» (1988) и «Красную книгу Бурятской АССР» (1988).

Гербарные образцы *Tridactylina kirilowii*, *Camptosorus sibiricus*, *Allium altaicum* хранятся в гербарии Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ), дубликаты образцов первых двух видов переданы в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бусик В. В. Семейство *Aspleniaceae* — Костенцовые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1: Оноклеевые—Камнеломковые. С. 33—35.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 442 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Дюрягина Г. П. Биология и интродукция *Tridactylina kirilowii* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1672—1681.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. № 1. С. 1—85.

Красная книга Бурятской АССР. Улан-Удэ., 1988. 416 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Нуждаются в охране. Новосибирск, 1979. 174 с.

Пешкова Г. А. Семейство *Asteraceae* или *Compositae* — Астровые или Сложноцветные // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 2: Розоцветные — Астровые. С. 811—918.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. 556 с.; 1959. Т. 2. С. 557—918.

Попов М. Г., Бусик В. В. Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л., 1966. 216 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 224 с.

Саутин Е. А. *Tridactylina kirilowii* (Turcz.) Sch. Bip. в природе, опыте интродукции и при репатриации (биоморфология, экология, охрана): Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1996. 23 с.

Саутин Е. А., Дутина О. П. Тридактилина Кириллова — *Tridactylina kirilowii* (DC). Sch. Bip. (*Asteraceae*) // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 1990. С. 179—203.

Сергиевская Л. П. Флора Забайкалья. Томск, 1966. Вып. 1: *Polypodiaceae — Butomaceae*. 96 с.

Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*. 200 с.

Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. 302 с.

Цвелев Н. Н. Тридактилина — *Tridactylina* (DC.) Sch. Bip. // Флора СССР. М.; Л., 1961. Т. 26. С. 389—391.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
Улан-Удэ
Байкальский государственный биосферный заповедник
Пос. Танхой, Бурятия
E-mail: biolog@buriatia.ru

Получено 9 VI 1998

SUMMARY

The new localities of the endemic species of the South Baikal region *Tridactylina kirilowii* (*Asteraceae*) and the rare plant for Siberia, *Camptosorus sibiricus* (*Aspleniaceae*) were found. The conditions of ecotopes are described, some peculiarities of biology of these plants are mentioned. Particularly, plants began to flower and sporulate earlier than it was known for these species. It is recommended to include the territory populated by these species into Baikal'skiy State Reserve.

УДК 581.9 (571.642)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 3

© Н. С. Павлова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ГОРЕ СЛАННИКОВА (ОСТРОВ САХАЛИН)

N. S. PAVLOVA. FLORISTIC RECORDS IN THE MOUNTAIN SLANNIKOV (SAKHALIN)

Приведены сведения о редких видах сосудистых растений, собранных на Сахалине с вершины горы Сланникова (восточные отроги Восточно-Сахалинских гор), расположенной в Поронайском р-не, вблизи побережья Охотского моря. Среди них восстанавливаемый нами для флоры России редчайший сахалинский эндемик *Primula kawasimae* и еще 14 видов (в том числе эндемичный для Сахалина род с одним видом — *Miyakea integrifolia*), имеющих ограниченное распространение на острове.

Ключевые слова: эндемики, редкие виды, флора, Сахалин.

Во время проведения флористических исследований на о-ве Сахалин в заповеднике «Поронайский» в 1990 и 1991 гг. мне удалось совершить поездку на охотское побережье севернее границы заповедника и обследовать одну из вершин приморских отрогов Восточно-Сахалинских гор — гору Сланникова с целью общего ознакомления с природой этого мало изученного и пока еще наиболее сохранившегося от воздействия человека (главным образом от промышленных заготовок леса) района, представляющего собой резерв для расширения заповедной территории в дальнейшем (флора заповедника ничтожно бедна (Павлова, 1997) — выявлено 334 вида из почти 1500, зарегистрированных на Сахалине, и не отражает богатства и своеобразия флоры острова).

Гора Сланникова, которую мы посетили дважды (13 июля 1990 г. и 16 августа 1991 г.), расположена на восточном побережье острова в районе бухты Шельтинга, в 2—3 км к северо-западу от мыса Шельтинга (примерно на 49°43′ с. ш., 144°7′ в. д.). Вместе с горой Томаринка она образует единый водораздельный массив, питающий правые притоки нерестовой реки Томаринки. При абсолютной высоте горы в 343 м над ур. м. ее вершина безлесна (верхняя граница леса проходит на уровне около 300 м) и занята разреженными зарослями кедрового стланика с пятнами несомкнутых группировок горно-тундровых растений, а также каменистыми и щебнистыми осыпями. Несмотря на небольшую площадь гольцов, их флора оказалась на редкость разнообразной и интересной неожиданными флористическими находками.

Одна из интересных находок — эндемик Сахалина *Primula kawasimae* Hara. Более полувека с момента описания (Hara, 1941) вид никем из отечественных ботаников не собирался. Из-за отсутствия образцов этого вида в гербарных хранилищах России при обработке рода *Primula* во «Флоре СССР» (Федоров, 1952) и в последующих флористических сводках (Ворошилов, 1985; Пробатова, 1987) он незаслуженно был отнесен в синонимы *P. borealis* Duby, от которого хорошо отличается отчетливо надрезанным краем листа с разновеликими острыми изогнутыми зубцами (отчего край листа выглядит курчаво-бахромчатым); отсутствием железок и слабо выраженными боковыми жилками на нижней поверхности листа; малоцветковым соцветием из 2—3, очень редко 4—5 (а не 5—14) цветков; немешковидными или слабо мешковидными в основании прицветниками и чашечкой.

Ввиду отсутствия в отечественной флористической литературе описания этого вида приводим номенклатурную цитату и морфологическое описание, составленное по собственным материалам и первоисточнику.

Primula kawasimae Hara, 1941, Journ. Jap. Bot. 17, 11 : 633. — *P. borealis* auct. non Duby: Sugawara, 1940, Ill. Fl. Saghal. 4 : 1521; Ан. Фед. 1952, Фл. СССР, 18 : 171; Пробатова, 1987, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 147. — Icon.: Sugawara, 1940, l. c.: 1520 (sub *P. borealis*) — Первоцвет Кавасимы.

Мелкие растения, 3—8(10) см выс. Корневище короткое, вертикальное, с мочкой мелких придаточных корней. Все листья в прикорневой розетке, без мучнистого налета и без железок на нижней поверхности; наружные листья (вместе с черешком) 8—12 мм дл., 2—4.5 мм шир., узкояйцевидные или продолговатые, по краю пластинки мелкопильчатые, внутренние — 1.5—3 см дл., 2.5—6 мм шир., продолговато-узколанцетные или линейно-продолговатые, на верхушке тупые или заостренные, в основании пластинки клиновидно оттянутые и постепенно суженные в черешок, по краю неравномерно выгрызенно-острозубчатые или надрезанно-зубчатые (нерассеченная часть пластинки 2—3 мм шир.); черешок по длине равен пластинке или немного длиннее ее, около 2 мм шир. Цветоносы прямостоящие, тонкие 3—10 см дл., голые, без мучнистого налета, с зонтиковидным соцветием из 1—3(5) цветков. Прицветники 2—5 мм дл., шиловидно-ланцетные, в основании расширенные (0.5—1.3 мм шир.), обыкновенно немешковидные, без мучнистого налета. Цветоножки прямые, 6—9 мм (при плодах 2.5—3 см) дл., голые. Чашечка 3—6 мм дл., 2.5—3 мм шир., трубчато-колокольчатая, часто снаружи буровато-пурпурная, почти без мучнистого налета, обычно немешковидная, до середины 5-надрезанная на ланцетные или продолговато-ланцетные острые доли 2—2.5 мм дл., 1 мм шир. Венчик лиловый, с желтым глазком, до 1.5 см в диам.; его трубка, немного выступающая из чашечки, 6—7 мм дл.; лопасти отгиба по длине почти равны трубке, 4—5 мм шир., продолговато-обратносердцевидные, до 1/3 своей длины 2-надрезанные; рыльце женских цветков и верхушка пыльников мужских цветков слегка выставляются из зева. Коробочка цилиндрическая, (5)6—7 мм дл., немного превышает чашечку. Семена 0.5—0.7 мм дл., темно-коричневые.

Описан с Восточного Сахалина по образцам, собранным с невысоких гор, расположенных вблизи побережья Охотского моря, южнее 50° с. ш., в районе между бассейнами рек Ягодная и Нерпичья. Приводим образцы, процитированные в протологе вида (Hara, 1941): «Distr. Sikka, in monte Kawasima-yama, Tirie-gun (Tatewaki et Takahashi, N 22724, Jun.. 21, 1936 — typus in Hb. Tokyo et Hb. Hokkaido Imp. Univ.; N 22779, Jun. 23, 1936); ibid. (S. Sugawara Aug. 3, 1935 in Hb. Hokk. Imp. Univ); Tirikoro (M. Kawasima, Jun. 16, 1935 in Hb. Hokk. Imp. Univ.); Hunadomari (M. Kawasima, Jun. 16, 1935 in Hb. Hokk. Imp. Univ.)».

S. Sugawara (1940) указывает этот вид также для гор Асасе (японское название, ныне гора Центральная) и Сирадзи (гора Комсомольская), расположенных в верховьях реки Асасе (р. Мелкая). Нами *P. kawasimae* собран на гольцах горы Сланникова, среди горно-тундровых растительных группировок, на мелкоземе, 16 VIII 1991, в плодах. Из перечисленных местонахождений гора Сланникова расположена между Kawasima-yama (гора Чечетка) и Tirikoro (пос. Нерпичье), но ближе всего к Hunadomari (это ранее существовавший поселок в 5 км к северу от пос. Нерпичье).

Известна белоцветковая форма — *Primula kawasimae* Hara f. *albiflora* (Tatew.) Hara, 1941, Journ. Jap. Bot. 17, 11 : 634 (*P. borealis* f. *albiflora* Tatew., in sched. Hb. Hokk. Imp. Univ.), описанная также с горы Кавасима (по сборам Tatewaki et Takahashi, N 22780, Jun. 23, 1936, typus in Hb. Hokk. Imp. Univ).

На вершине горы Сланникова, главным образом в подгольцовом поясе, также собрана серия редких для флоры Сахалина видов, которые нигде не охраняются. В их числе 5 эндемичных для Сахалина видов, единственный эндемичный род (*Miyakea integrifolia* Miyabe et Tatew.) и еще 8 видов, известных из очень ограниченного числа местонахождений на острове. Приводим их в порядке латинского алфавита.

Arenaria redowskii Cham. et Schlecht. Второе местонахождение на Сахалине. Первое — п-ов Шмидта, близ устья р. Бол. Лонгри у горы Три Брата (Черняева и др., 1975). Ближайшие места произрастания этого сибирско-охотского эндемика, достаточно редкого и на материке, — район Аяна и Станового хребта.

Armeria maritima (Mill.) Willd. Самая южная точка нахождения арктоальпийского вида. В пределах Сахалина собирался только на п-ове Шмидта: гора Три Брата (Кабанов, 1937), а также на мысах Пологий, Бойница (Черняева и др., 1975).

Artemisia glomerata Ledeb. Крайняя южная точка распространения арктоальпийского вида и второе местонахождение на Сахалине. Ранее был собран с мыса Елизаветы на п-ове Шмидта (Пименов, 1964).

Minuartia barkalovii N. S. Pavlova. Эндемик Сахалина и южных Курильских о-вов. Недавно (Павлова, 1996) этот вид описан с о-ва Итуруп и указан для Сахалина. Однако растения сахалинских популяций отличаются от курильских более короткими выростами на поверхности семян и, по всей видимости, представляют собой особую географическую расу.

Miyakea integrifolia Miyabe et Tatew. Новая, самая южная точка нахождения редкого эндемичного для флоры Сахалина монотипного рода. Прежде был известен из центральной высокогорной части Восточно-Сахалинского хребта (Толмачев, 1950; Вышин, Баркалов, 1990) и его восточных отрогов, с невысоких приморских гор (Дикая, Гребенка, Заячья), расположенных севернее горы Сланникова (Черняева, Егорова, 1968; Егорова, 1969; Уланова и др., 1987). На горе Сланникова миякея встречается с высоты 300 м над ур. м. на открытых каменистых склонах по краю зарослей кедрового стланика, образуя крупные популяции с массой генеративных особей. Судя по оставшимся цветоносам, она обильно цвела и плодоносила в 1990 и 1991 гг.

Oxytropis austrosachalinensis Vass. ex N. S. Pavlova. Второе местонахождение эндемичного сахалинского вида. Первое — одна из вершин приморского хребта Каракульчан в Макаровском р-не, откуда он и был описан нами (Павлова, 1989).

O. helenae N. S. Pavlova. Второе известное местонахождение вида. Первое, «locus classicus», — мыс Елизаветы на п-ове Шмидта (Павлова, 1989).

O. sachalinensis Miyabe et Tatew. Новое местонахождение сахалинского эндемика. Прежде указывался лишь для северной оконечности п-ова Шмидта (Пименов, 1964 — под ошибочным названием *O. pumilio* (Pall.) Ledeb.; Черняева и др., 1975).

Potentilla nivea L. Самое южное место произрастания арктоальпийского вида на Сахалине. Был известен по сборам Е. М. Егоровой с крайнего севера п-ова Шмидта — с горы Бакланья (Черняева и др., 1975) и с Набильского хребта (Вышин, Баркалов, 1990).

Salix integerrima (Worosch.) Nedoluzhko. Эндемик Восточно-Сахалинского хребта. Первоначально был описан В. Н. Ворошиловым (1981) с горы Лопатина по сборам А. А. Нечаева под названием *S. chamissonis* Anderss. subsp. *integerrima* Worosch. В. А. Недолужко (1990, 1995), проводя ревизию семейства ивовых российского Дальнего Востока, придал данному таксону статус самостоятельного вида. Кроме «locus classicus», этот вид известен с высокогорий Набильского хребта (Вышин, Баркалов, 1990). Гора Сланникова — третье местонахождение. Все его находки связаны с местообитаниями эндемичного рода и вида *Miyakea integrifolia*.

Saxifraga cherlerioides D. Don. Второе местонахождение арктоальпийского вида на Сахалине. Ранее был известен только с мыса Бакланьего на п-ове Шмидта (Черняева и др., 1975).

S. laciniata Nakai et Takeda. В сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Харкевич, 1989) этот арктоальпийский вид исключен из флоры Сахалина как не подтвержденный гербарными образцами. Наши сборы свидетельствуют о произрастании его на Сахалине.

Swertia stenopetala (Regel et Til.) Pissjauk. Распространен в южной Охотии и на северном Сахалине, но южнее 53° с. ш. не приводился (Харкевич, 1995). Находка его на горе Сланникова с отрывом от ранее известных местонахождений почти в 500 км является самой южной.

Thymus sachalinensis Probat. Эндемик флоры Сахалина. Второе местонахождение. Был известен (Пробатова, 1995) только из «locus classicus» — нижнее течение р. Мелкой, гора Заячья (50° с. ш.).

Кроме названных редких видов на горе Сланникова были собраны более обычные растения, играющие заметную роль в сложении растительности верхнего пояса горы и представляющие интерес при изучении генезиса высокогорной флоры Сахалина. Их можно разделить на 3 группы.

1) виды, распространенные по всему Сахалину: *Aconogonon ajanense* (Regel et Tiling) Hara, *Bupleurum triradiatum* Adams., *Juniperus sibirica* Burgsd., *Kitagawia terebintacea* (Fisch. ex Spreng.) M. Pimen., *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Pinus pumila* (Pall.) Regel, *Selaginella rupestris* (L.) Spring, *Streptopus amplexifolius* (L.) DC., *Tilingia ajanensis* Regel et Tiling, *Tofieldia coccinea* Richards.;

2) виды главным образом арктоальпийского происхождения, для которых гора Сланникова является южным рубежом их распространения на Сахалине: *Bistorta elliptica* (Willd. ex Spreng.) Kom., *Carex melanocarpa* Cham., *Dianthus repens* Willd., *Dryas ajanensis* Juz., *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb., *Sieversia pentapetala* (L.) Greene, *Silene stenophylla* Ledeb.;

3) восточноазиатские виды, распространенные преимущественно на южном Сахалине, южных Курильских о-вах и в Японии (на о-ве Хоккайдо); на Сахалине, уже севернее 48° с. ш. (т. е. южнее горы Сланникова), они редки и не доходят до северной оконечности острова: *Acelidanthus anticleoides* Trautv. et Mey. (доходит до 52° с. ш.), *Allium maximowiczii* Regel (до 50° с. ш.), *Cardamine trifida* (Lam. et Poir.) B. M. Jones (до 52° с. ш.), *Dendranthema weyrichii* (Maxim). Tzvel. (до 52° с. ш.), *Dianthus superbus* L. (до 52° с. ш.), *Draba ussuriensis* Pohle (до 50° с. ш.), *Leontopodium discolor* Beauverd (до 52° с. ш.), *Ligularia hodgsonii* Hook. (до 48° с. ш.), *Melandrium sachalinense* Kudo (до 51° с. ш.), *Pentaphylloides fruticosa* (L.) Schwarz (до 51° с. ш.), *Trollius miyabe* Sipl. (до 51° с. ш.). *Weigela middendorffiana* (Carr.) C. Koch (до 51° с. ш.).

Гора Сланникова расположена на стыке двух флористических районов: северосахалинского, относящегося к южно-охотской бореальной провинции со значительным участием охотско-камчатского элемента флоры, и южно-сахалинского, отличающегося заметным влиянием комплекса видов североянонского и маньчжурского типов в составе бореальной флоры острова. Выделенные 3 группы видов являются ярким тому подтверждением.

Ботанико-географическое положение горы Сланникова, близость ее к территории заповедника, произрастание на ней большого числа редких и эндемичных для флоры Сахалина видов придают ей статус уникального ботанического объекта, заслуживающего внимание со стороны работников Государственного комитета охраны окружающей среды Сахалинской обл.

Гербарные сборы с горы Сланникова хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН (г. Владивосток). Дублетный материал новых и редких видов передан в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Два новых таксона с Сахалина // Бюл. ГБС АН СССР. 1981. Вып. 119. С. 26—27.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—199.

Вышин И. Б., Баркалов В. Ю. Сосудистые растения высокогорий Набильского хребта (Восточно-Сахалинские горы). Общая часть и таксономический состав // Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока: Сб. науч. тр. Владивосток, 1990. С. 10—25.

Егорова Е. М. Новые местонахождения *Miyakea integrifolia* Miyabe et Tatewaki // Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. К 100-летию со дня рождения акад. В. Л. Комарова. Владивосток, 1969. С. 137—140.

Кабанов Н. Е. Материалы к флоре Советского Сахалина // Тр. Дальневост. фил. АН СССР, сер. ботан. М.; Л., 1937. Вып. 2. С. 801—877.

Недолужко В. А. Конспект ивовых *Salicaceae* советского Дальнего Востока // Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока: Сб. научн. тр. Владивосток, 1990. С. 83—100.

Недолужко В. А. Сем. Ивовые — *Salicaceae* Mirb. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1995. Т. 7. С. 145—211.

Павлова Н. С. Новые виды бобовых с советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 901—911.

Павлова Н. С. Род Минуарция — *Minuartia* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1996. Т. 8. С. 33—46.

Павлова Н. С. Сосудистые растения заповедника «Поронайский» (остров Сахалин) // Комаровские чтения. Владивосток, 1997. Вып. 44. С. 30—52.

Пименов М. Г. Интересные флористические находки на крайнем севере Сахалина // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 2. С. 253—258.

Пробатова Н. С. Род Первоцвет или Примула — *Primula* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 130—151.

Пробатова Н. С. Род Тимьян — *Thymus* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1995. Т. 7. С. 354—368.

Толмачев А. И. О высокогорной флоре горы Лопатина (о-в Сахалин) // Бот. журн. 1950, Т. 65. № 4. С. 343—354.

Уланова К. П., Волкова С. А., Горовой П. Г. Род *Miyakea* (*Ranunculaceae*) во флоре Дальнего Востока // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 1. С. 64—70.

Федоров Ан. А. Род Первоцвет — *Primula* L. // Флора СССР. Л.; М., 1952. Т. 18. С. 111—202.

Харкевич С. С. Род Камнеломка — *Saxifraga* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 126—174.

Харкевич С. С. Род Сверция — *Swertia* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1995. Т. 7. С. 273—279.

Черняева А. М., Егорова Е. М. Редкие флористические находки в Восточно-Сахалинских горах // Растения и факторы внешней среды: Тр. СахКНИИ СО АН СССР. Южно-Сахалинск, 1968. Вып. 19. С. 178—183.

Черняева А. М., Нечаева Т. И., Алексеева Л. М. К флоре полуострова Шмидта (Северный Сахалин) // Природные ресурсы Сахалина, их охрана и использование. Южно-Сахалинск, 1975. С. 157—186.

Hara H. Observation ad plantas Asiae Orientalis (XX) // J. Japan. Bot. 1941. Vol. 17. N 11. P. 633—634.

Sugawara Sh. Illustrated flora of Saghalien. 1937—1940. Vol. 1—4. 1957 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 14 I 1998

SUMMARY

The information about rare species of vascular plants found at the top of Mt. Slannikov (East-Sakhalin mountain range) situated at the coast of the Sea of Okhotsk, 2—3 km north-westward the cape Shelting (49°43′ N, 144°7′ E) is presented. Among them *Primula kawasimae* Hara is recorded in Russian for the first time. Five endemic species as well as an unique species of the endemic genus of Sakhalin. *Miyakea integrifolia* Miyabe et Tatewaki, were also collected in this area. These species are known from the limited number of localities in the Sakhalin Island. Their characteristic features are given.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

АЛЕКСЕЙ ИВАНОВИЧ ШРЕТЕР
(к 80-летию со дня рождения)

A. K. ELENEVSKIY, V. S. NOVIKOV, V. N. PAVLOV. ALEXEY IVANOVICH SCHROETER (ON THE OCCASION OF HIS 80TH BIRTHDAY)

15 декабря 1998 г. исполнилось 80 лет со дня рождения известного ресурсоведа и этноботаника, геоботаника и флориста, доктора биологических наук профессора Алексея Ивановича Шретера.

А. И. — личность весьма неординарная.

Он родился 15 декабря 1918 г. в с. Месягутово Дуванского уезда Уфимской губернии в семье служащих. В 1919 г. семья переехала в г. Челябинск, а в 1933 г. — в г. Петропавловск (Казахстан), а потому А. И. начинал учиться в средней школе в Челябинске, а заканчивал в Петропавловской образцовой 10-летней школе, которую с отличием окончил в 1935 г. В том же году он без колебаний поступил на биологический факультет Московского университета, поскольку с ранних лет пристрастился к коллекционированию бабочек, жуков, яиц птиц (он собрал кладки почти 300 видов птиц!), любил проводить время в лесу, изучая местную фауну и флору, а летом 1928 г. вместе с братом (всего на полтора года старше его!), имея лишь байковое одеяло, прошел через Урал из Миасса до Златоуста. Страсть к путешествиям сохраняется у него и до сих пор (почти каждый год, начиная со школьных лет, А. И. участвует либо в работах той или иной экспедиции, либо самостоятельно экскурсирует в новых для себя местах). Сначала его больше привлекали птицы, но уже на втором курсе он принял решение стать ботаником. Немаловажную роль при этом сыграло влияние на него И. Г. Серебрякова и А. А. Юнатова, уже тогда занимавшихся ботаникой и проживавших в общежитии в одной комнате с А. И.

В 1939 г. А. И. в качестве техника-геоботаника принял участие в работе горно-лугового отряда Кавказской экспедиции Совета по изучению производительных сил АН СССР, пройдя по маршруту от Красной Поляны до Владикавказа (Орджоникидзе). Руководил отрядом Р. А. Еленевский — путешественник, натуралист, знаток луговых растений, поразивший А. И. умением издали определять растения. Летом 1940 г. А. И. работал лаборантом в Наурзумском заповеднике, где собирал материал для дипломной работы по теме «Флора и растительность бора Терсек-Карагай». В апреле 1941 г., сдав полный курс программы биофака МГУ и продолжая подготовку к государственным экзаменам, А. И. поступил на работу в лабораторию лугов и пастбищ, возглавляемую в то время Л. Г. Раменским, Всесоюзного НИИ кормов на должность старшего лаборанта. 22 июня началась Великая Отечественная война, а 2 июля 1941 г. А. И. ушел на фронт добровольцем. За годы войны был трижды тяжело ранен и даже считался погибшим (в стенгазете биофака МГУ о нем был опубликован некролог за подписью И. Г. Серебрякова), награжден орденами Отечественной войны, Красной Звезды, Знак Почета и двенадцатью медалями.

Вернувшись с фронта, он в 1945 г. поступил в аспирантуру Института ботаники МГУ, а с 1946 г. в составе различных экспедиций в течение трех лет собирал обширный материал по флоре и растительности Тувы. На основании собранного материала и аэрофотоснимков им была составлена карта растительности Центральной Тувы м. 1 : 100 000, а в 1954 г. защищена кандидатская диссертация на тему

«Флора и растительность Центральной Тувы». Диссертация была оформлена в виде трех томов и содержала около 1000 страниц!

В 1949 г. А. И. поступил на работу во Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных растений (ВИЛАР), где работает и по настоящее время. С этим институтом связан наиболее продуктивный период научной деятельности А. И., где он проявил себя как крупный ресурсовед, флорист, организатор многочисленных (около 30) экспедиций по изучению растительных ресурсов, поиску перспективных растений для создания новых лекарственных препаратов. Всего он участвовал в 43 экспедициях, в том числе в совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР. Во время этих работ было изучено содержание различных биологически активных веществ у нескольких тысяч видов растений Кавказа, Дальнего Востока, Сибири, Средней Азии, Европейской России. В экспедициях им был собран огромный гербарный материал, хранящийся ныне в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, МГУ, Главном ботаническом саду, ВИЛАР. А. И. был организатором и активным участником создания гербария и ботанического сада ВИЛАР. Много лет возглавляя лабораторию природных растительных ресурсов, занимаясь поиском новых лекарственных растений и изучением их природных ресурсов, возможных регионов заготовок, А. И. посетил многие районы России и сопредельные территории. Особенно велик его вклад в изучение флоры Дальнего Востока. Он имеет 2 патента и 9 авторских свидетельств за участие в создании новых лечебных препаратов из растений. А. И., как специалист по лекарственным растениям зарубежной Азии, приглашался для консультаций в институты Индии, КНДР и КНР. Результаты научных исследований опубликованы им в ряде крупных монографий и многочисленных статьях — более 320.

А. И. Шретеру присущи такие ценные качества, как широкий круг научных интересов, высокая организованность в делах и острое чувство нового. Наступление эры компьютеризации он воспринял как замечательную возможность быстрого накопления обширной информации, создания специализированных баз данных, крайне важных для оптимизации поисков и анализа новых лекарственных растений. Он был одним из первых, кто широко внедрил ЭВМ в практику исследовательских работ в области прикладной ботаники. При этом сам он обладает превосходной энциклопедической памятью на растения, их названия, медицинское использование в народной и официальной медицине разных стран и многое другое.

А. И. — крупнейший знаток литературы по традиционной медицине народов Дальнего Востока и индейцев Северной Америки. Им собрана картотека лекарственных растений, используемых населением различных стран мира, насчитывающая около 18 тыс. видов растений, а также составлена номенклатура лекарственных растений, используемых в русской, китайской, тибетской, индийской традиционной медицине и в гомеопатии. Им разработаны пути оптимизации поиска перспективных лекарственных растений. Все это стало основой его докторской диссертации «Пути оптимизации поиска перспективных лекарственных растений (на примере советского Дальнего Востока)», которую он защитил в 1982 г. Особо следует подчеркнуть, что исследования и крупные публикации А. И. отличаются широтой и полнотой охвата предмета изучения, научно-информационной достоверностью, базирующейся на многолетнем изучении традиционной медицины и поисках новых лекарственных растений.

Его научные поиски и открытия нашли отражение в ряде лекционных курсов, которые он читал в МГУ («Лекарственные растения», 1965—1975 гг.), на фармацевтическом факультете 1-го Московского медицинского института («Методика изучения запасов лекарственных растений», 1965—1975 гг.), в Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева («Ботаническое ресурсоведение», 1988—1991 гг.). Его лекции, основанные на богатейшем знании научной литературы, многолетнем экспедиционном опыте поиска полезных, в первую очередь лекарственных растений, читаемые всегда с большим энтузиазмом, никогда не оставляли слушателей равнодушными. Под руководством А. И. успешно защитили кандидатские диссертации 14 аспирантов; у трех соискателей он был научным консультантом. Некоторые его ученики стали докторами наук. В 1983 г. А. И. было присвоено ученое звание профессора по специальности «ботаника», а в 1992 г. он был избран действительным членом Академии энергоинформационных наук.

В течение почти 30 лет (1965—1992 гг.) А. И. был активным членом редколлегии журнала «Растительные ресурсы». Он был заместителем главного редактора журнала «Традиционная медицина» (к сожалению, прекратившего свою деятельность). А. И, — автор, составитель и редактор таких крупных работ, как «Атлас лекарственных растений СССР» (1962), «Определитель растений Приморья и Приамурья» (в соавторстве), «Лекарственная флора советского Дальнего Востока» (1975), «Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР» (1976, 1980, 1983), «Лекарственная флора Кавказа» (1979), «Справочник по лекарственным растениям» (1988), «Лекарственные растения Костромской области» (1992), «Латинско-русско-англо-китайский словарь названий растений» (1998) и др.

А. И. ведет большую и разнообразную научно-организационную и общественную работу. Он председатель Межведомственной комиссии для разработки инструкций по сбору и сушке лекарственно-технического сырья, член МОИП, член РБО. В течение ряда лет был членом правления московского отделения ВБО и Научно-методического совета по фармакологии и фармации АМН РФ, многие годы был членом Комитета по изучению лекарственных средств Дальнего Востока ДВНЦ АН СССР, членом Научно-технического совета при Главном управлении по охране природы Агропрома СССР. Несмотря на очевидную полезность того направления исследований, каким занимался и занимается А. И. Шретер, он постоянно увлечен научно-просветительской деятельностью, пишет научно-популярные книги, статьи и заметки, читал лекции по линии общества «Знание». С 1965 по 1972 г. он был заместителем председателя Методической комиссии по биологии Московского отделения общества «Знание». В 1986 г. он стал членом Национального комитета биологов СССР. А. И. в настоящее время член ряда специализированных Ученых советов, эксперт Фармакопейного и Фармакологического комитетов Минздрава РФ, главный научный сотрудник ВИЛАР, консультант Института традиционных методов лечения.

А. И. полон сил, энергии и творческих планов, успешной реализации которых ему желают его друзья, коллеги и ученики.

СПИСОК ВАЖНЕЙШИХ БОТАНИЧЕСКИХ РАБОТ А. И. ШРЕТЕРА[1]

1954. Результаты работ Уссурийской экспедиции Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений // Совещ. по раст. ресурсам СССР: Тез. докл. М.; Л. С. 58.

Состав и анализ флоры Центральной Тувы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 16 с.

1957. Карта растительности Тувы // Тр. Тувинской комплексной экспедиции. Вып. 3. Природные условия Тувинской автономной области. М.: Изд-во АН СССР. С. 190—191.

Секуринега (*Securinega*) — новое лекарственное растение отечественной флоры // Бот. журн. Т. 42. № 6. С. 925—928.

1958. Бадан // Наука и жизнь. № 7. С. 79.

Результаты работ Уссурийской экспедиции Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных и ароматических растений // Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 345—350.

---

[1] Список составлен В. С. Новиковым.

1960. [Карты] Размещение и заготовка дикорастущих лекарственно-технических растений. Размещение заготовок лекарственных культур // Атлас сельского хозяйства СССР. М.: ГУГК. С. 57, 153.

Лекарственные растения Тебердинского заповедника. Тр. Теберд. гос. заповедника. Вып. 2. Ставрополь. С. 123—152. (Совместно с Д. А. Муравьевой).

1962. 23. Бадан толстолистный — *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch; 26. Барбарис амурский — *Berberis amurensis* Rupr.; 61. Гранат — *Punica granatum* L.; 69. Дряква аджарская (цикламен аджарский) — *Cyclamen adzharicum* Pobed.; 89. Калина обыкновенная — *Viburnum opulus* L.; 95. Кермек Гмелина — *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze (*Statice gmelinii* Willd.); 98. Клопогон даурский (цимицифуга даурская) — *Cimicifuga dahurica* (Turcz.) Maxim.; 132. Лук победный (черемша) — *Allium victorialis* L.; 151. Мордовник обыкновенный (крутай) — *Echinops ritro* L.; 162. Обвойник греческий — *Periploca graeca* L.; 171. Панцерия шерстистая — *Panzeria lanata* (L.) Bunge; 181. Пижма обыкновенная (дикая рябинка) — *Tanacetum vulgare* L.; 183. Пион уклоняющийся (марьин корень) — *Paeonia anomala* L.; 202. Рододендрон золотистый (кашкара, кашкарник золотистый) — *Rhododendron aureum* Georgi (*Rhododendron chrysantus* Pall.); 203. Рододендрон понтийский — *Rhododendron ponticum* L.; 225. Стеблелист мощный — *Caulophyllum robustum* Maxim.; 232. Сферофиза солонцевая — *Sphaerophysa salsula* (Pall.) DC.; 233. Тамус обыкновенный (недоступ, лепшура) — *Tamus communis* L.; 235. Термопсис ланцетный (термопсис ланцетовидный, пьяная трава, мышатник) — *Thermopsis lanceolata* R. Br.; 263. Чемерица Лобеля — *Veratrum lobelianum* Bernh.; 266. Черника обыкновенная — *Vaccinium myrtillus* L.; 269. Чистец лесной — *Stachys sylvatica* L.; 280. Эфедра двуколосковая (хвойник двуколосковый, кузмичева трава) — *Ephedra distachya* L. (*Ephedra vulgaris* Rich. p. p.); 281. Эфедра хвощёвая (хвойник хвощёвый, горная эфедра, хвойник хвощевидный) — *Ephedra equisetina* Bunge; 283. Эхинопанакс высокий (заманиха) — *Echinopanax elatus* Nakai // Атлас лекарственных растений СССР. М., Медгиз. С. 60—61: 68—69; 150—151; 166—167; 212—213; 228—229; 236—237; 314—315; 356—357; 388—389; 408—409; 430—431; 434—435; 478—479; 480—481; 534—535; 548—549; 550—551; 554—557; 618—621; 626—627; 632—633; 656—657; 658—661; 664—665. (Коллектив авторов).

Как находят лекарственные растения. М.: Знание. 38 с. (Совместно с И. Л. Крыловой).

1964. Географическая изменчивость морфологических и биохимических признаков *Rosa rugosa* Thunb. на Дальнем Востоке // Бот. журн. Т. 49. № 6. С. 865—870. (Совместно с М. Г. Пименовым).

1965. О номенклатуре, распространении и запасах сырья диоскореи советского Дальнего Востока // Раст. ресурсы. Т. 1. Вып. 3. С. 390—397. (Совместно с М. Г. Пименовым и В. Д. Васильевой).

1966. Библиография о солодке (*Glycyrrhiza* L.) // Вопросы изучения и использования солодки в СССР. М.; Л.: Наука. С. 185—212.

Материалы к изучению распространения и природных местообитаний солодки бледноцветковой — *Glycyrrhiza pallidiflora* Maxim. // Там же. С. 86—90.

К методике учета и картирования ресурсов лекарственных растений // Раст. ресурсы. Т. 2. Вып. 2. С. 271—277. (Совместно с Н. А. Борисовой).

Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука. 491 с. (Совместно с Д. П. Воробьевым, В. Н. Ворошиловым и П. Г. Горовым).

1967. Опыт районирования ресурсов дикорастущих лекарственных растений Дальнего Востока // Матер. межвуз. конф. по геоботаническому районированию СССР. М. С. 236—238.

1968. Лекарственные растения сегодня // Природа. № 5. С. 70—77. (Совместно с И. Л. Крыловой).

Новые виды растений для флоры Хабаровского края // Бюл. ГБС АН СССР. Вып. 68. С. 81—83. (Совместно с С. Д. Шлотгауэр).

О распространении в СССР секуринеги полукустарниковой // *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rhed. // Тр. Ленинград. хим.-фармац. ин-та. Т. 26: Вопросы фармакогнозии. Вып. 5. С. 69—74. (Совместно с Г. К. Шретер).

Папоротники советского Дальнего Востока и перспективы их медицинского использования. Сообщ. 1 // Там же. С. 75—82. (Совместно с В. А. Яунсила).

Распространение и режим эксплуатации зарослей заманихи высокой на Дальнем Востоке // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. Л.: Наука. С. 165—167. (Совместно с Г. К. Шретер).

Ресурсы важнейших лекарственных растений советского Дальнего Востока // Там же. С. 66—79. (Совместно с М. Г. Пименовым).

1969. Внутривидовая химическая дифференциация *Senecio rhombifolius* (Willd.) Sch. Bip. s. l. в Закавказье // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 4. С. 97—108. (Совместно с М. Г. Пименовым и др.)

О распространении видов рода *Cimicifuga* L. в Советском Союзе и их медицинском использовании // Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток: Наука. С. 125—136. (Совместно с М. Е. Пименовой).

Ядовитые растения // Малая медицинская энциклопедия. М.: Сов. энциклопедия. Т. 11. Столбцы 1078—1090 и 2 с. цв. рис.

1970. Белена (*Hyoscyamus*) // Большая советская энциклопедия. 3-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 3. Столбцы 307—308. [без подписи автора].

Перспективы и методы поисков новых лекарственных растений во флоре Дальнего Востока // Лекарственные средства Дальнего Востока. Вып. 10. Хабаровск: Кн. изд-во. С. 12—15.

5017. *Epimedium macrosepalum* Stearn // Список растений гербария флоры СССР. Л.: Наука. Т. 18. С. 68.

1971. Диоскорея (*Dioscorea* L.) // Сельскохозяйственная энциклопедия. 4-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 2. Столбцы 276—277.

Заманиха (*Echinopanax elatum* Nakai) // Там же. Столбец 541.

1972. Шиповник рыхлый (*Rosa laxa* Retz.) из казахстанского Прииртышья и перспективы его использования // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров. С. 119—121. (Совместно с В. Г. Хржановским, В. Г. Клязника).

1973. [Карта] Лекарственные растения (ареалы и комментарии: Толокнянка обыкновенная, Горицвет весенний, Облепиха крушиновидная, Солянка Рихтера, Элеутерококк колючий, Заманиха высокая) // Атлас лесов. М.: ГУГК. С. 48. (Совместно с Г. К. Шретер и др.).

[Карта] Лекарственные растения (ареалы и комментарии: Черника обыкновенная, Роза коричная, Роза иглистая, Роза даурская, Роза морщинистая, Шлемник байкальский, Лимонник китайский, Диоскорея ниппонская, Сумах дубильный) // Там же. С. 49 (Совместно с Г. К. Шретер и др.).

Лекарственные растения // Большая советская энциклопедия. 3-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 14. Столбцы 824—830. + 6 с. цв. рис.

1974. Географическое распространение и природные запасы бессмертника песчаного на Украине // Раст. ресурсы. Т. 10. Вып. 1. С. 19—26. (Совместно с А. П. Исайкиной).

Запасы плодов шиповника в пойме Иртыша на территории юго-восточных районов Павлодарской области // Раст. ресурсы. Т. 10. Вып. 4. С. 548—554. (Совместно с М. А. Кузнецовой и др.).

Распространение и биологические особенности *Gastrodia elata* Blume // Бюл. ГБС АН СССР. Вып. 93. С. 41—48. (Совместно с А. П. Нечаевым).

54. *Cypsophila violacea* (Ledeb.) Fenzl. // Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. Новосибирск: Наука. Вып. 2. Ареал. С. 30. (аннотация). 157 (карта ареала). (При участии А. П. Хохрякова).

155. *Bryanthes qmelinii* D. Don // Там же. С. 69 (аннотация), 258 (карта ареала).

156. *Arcterica nana* (Maxim.) Makino // Там же. С. 69 (аннотация), 259 (карта ареала).

170. *Mertensia rivularis* (Turcz.) DC // Там же. С. 74. (аннотация), 273 (карта ареала). (При участии А. П. Хохрякова).

187. *Campanula chamissonis* Fed. // Там же. С. 80 (аннотация), 290 (карта ареала).

189. *Astrocodon expansus* (J. Rudolph) Fed. // Там же. С. 294 (карта ареала). (При участии П. Г. Горового, Н. Н. Тараскиной, Б. А. Юрцева).

190. *Popoviocodonia stenocarpa* (Trautv. et Mey.) Fed. // Там же. С. 81 (аннотация), 292 (карта ареала).

191. *Popoviocodonia uyemurae* (Kudo) Fed. // Там же. С. 81 (аннотация), 293 (карта ареала).

1975. Лекарственная флора советского Дальнего Востока, М.; Медицина. 328 с.

1976. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / Гл. ред. П. С. Чиков. М.: ГУГК. 340 с. (Совместно с Н. А. Абдухамитовым п др.). (Тираж допечатывался в 1980 и 1983 гг.).

Лекарственные растения / Карта м. 1:1500000 и легенда к ней // Московская область: Атлас. М.: ГУГК. С. 18. (Совместно с Л. С. Шульга).

Методика установления научных названий растений по описаниям, приводимым в древних рукописях // Раст. ресурсы. Т. 12. Вып. 4. С. 609—614. (Совместно с Т. А. Асеевой).

1977. Распространение видов рода *Helichrysum* Mill. (сем. *Asteraceae*) на Кавказе и в Крыму // Бот. журн. Т. 62. № 6. С. 900—905. (Совместно с О. А. Овдиенко, Л. Н. Зайко).

1978. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР (содержание и методы создания). М. 12 с. Деп. в ВИНИТИ 11.03.1978, № 0843—78.

Использование растений населением Северной Америки и Дальнего Востока // Биологические ресурсы Восточной и Юго-Восточной Азии и их использование. Владивосток: Дальнаука. С. 49—53.

1979. Лекарственная флора Кавказа. М.: Наука. 368 с. (Совместно с Д. А. Муравьевой и др.).

1980. Новый вид рода *Phlomis* (секция *Phlomides* (Moench) Briq.) из Тувинской АССР и Западной Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 85. Вып. 5. С. 78—81.

Поиски и изучение новых лекарственных растений. М.: Знание. (Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Биология», № 5). 64 с.

(Рец.) Флора и растительность Уссурийского заповедника / Под ред. С. С. Харкевича, М.: Наука. 1978. Ц. 2 р. 90 к. Тираж 2000 экз. // Бот. журн. Т. 65. № 8. С. 1219—1221. (Совместно с Н. И. Присяжнюк).

(Рец.) Новые данные о флоре и растительности Дальнего Востока / Рец. на книгу С. Д. Шлотгауэр «Флора и растительность Западного Приохотья». М.: Наука. 1978 // Бюл. ГБС АН СССР. Вып. 118. С. 115—116. (Совместно с Е. В. Цветковой).

1982. Опыт создания номенклатурных кодов для филемы цветковых растений // Филогения высших растений. М.: Наука. С. 163—167. (Совместно с В. Д. Осетровым).

1983. Ареал *Ephedra monosperma* C. A. Mey. — Эфедра односемянная // Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Атлас. Л.: Наука. Рис. 5. (Совместно с В. Б. Куваевым, В. В. Рудским).

Ареал *Leonurus macranthus* Maxim. — Пустырник крупноцветковый. Ареал *Leonurus heterophyllus* Sweet — Пустырник разнолистный // Там же. Рис. 107, 109.

Ареал *Lespedeza hedysaroides* (Pall.) Kitag. — Леспедеца копеечниковая // Там же. Рис. 90. (Совместно с Г. В. Будановой).

Ареал *Rheum compactum* L. — Ревень компактный // Там же. Рис. 49. (Совместно с Ю. П. Суровым).

Род *Echinops* L. — Мордовник // Там же. С. 75. (Совместно с Л. И. Крупкиной).

Род *Ephedra* L. — Эфедра (Хвойник) // Там же. С. 6—10. (Совместно с В. Б. Куваевым, И. Ф. Мусаевым).

Род *Corydalis* Vent. — Хохлатка // Там же. С. 45—46. (Совместно с И. Ф. Мусаевым).

Род *Iris* L. — Касатик // Там же. С. 22—23. (Совместно с Г. Г. Постоваловой).

Род *Origanum* L. — Душица // Там же. С. 73. (Совместно с Л. И. Крупкиной).

1984. (Рец.) Итоги исследований растительности карбонатных субстратов Евразии. Е. В. Сохадзе. Известняки и растительность. (Ботанико-географический анализ на примере Евразии). Тбилиси, Институт географии им. Вахушти АН ГССР: Мецниереба, 1982. 162 с. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. № 1. С. 124—125. (Совместно с Ю. Н. Горбуновым).

1985. Картографические методы изучения ресурсов лекарственных растений // Результаты научных исследований в области лекарственного растениеводства. М.: ЦБНТИ медпром. С. 6—7. (Совместно с Л. Н. Зайко).

1986. Новые местонахождения видов семейства зонтичных в Монголии // Тр. Ин-та ботаники АН МНР. Улан-Батор. № 8. С. 47—50. (Совместно с Д. Магсаром, Ч. Санчиром) (монг. яз.; рез. рус.).

1987. Леспедеца копеечниковая — *Lespedeza hedysaroides* (Pall.) Kitag. М.: ЦБНТИ Минмедбиопрома СССР. 4 с. (Совместно с Г. В. Будановой).

О расшифровке названий растений тибетских трактатов // Лекарственные растения в традиционной и народной медицине: Тез. докл. науч. конф. (г. Улан-Удэ, 1—3 сентября 1987 г.). Улан-Удэ. С. 152—154.

1988. Сем. 113. Валериановые — *Valerianaceae* Batsch. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 3. Л.: Наука. С. 163—169. (Совместно с Ю. Н. Горбуновым).

Справочник по лекарственным растениям. М., Лесн. промышл. 416 с. (Совместно с А. М. Задорожным, А. Г. Кошкиным, С. Я. Соколовым).

1989. Лекарственные растения // Краткая медицинская энциклопедия. 2-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 2. С. 66—72.

1990. Ареал *Ephedra monosperma* C. A. Mey. — Эфедра односемянная // Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Атлас. 2-е изд., исправл. Л.: Наука. С. 88. (Совместно с В. Б. Куваевым, В. В. Рудским).

Ареал *Leonurus macranthus* Maxim. — Пустырник крупноцветковый. Ареал *Leonurus heterophyllus* Sweet — Пустырник разнолистный // Там же. С. 102. Рис. 203.

Ареал *Lespedeza hedysaroides* (Pall.) Kitag. Леспедеца копеечниковая // Там же. С. 185. (Совместно с Г. В. Будановой).

Ареал *Rheum compactum* L. — Ревень компактный // Там же. С. 141. (Совместно с Ю. П. Суровым).

Род *Arctium* L. — Лопух // Там же. С. 79—80. (Совместно с Н. А. Спасской).

Род *Corydalis* Vent. — Хохлатка // Там же. С. 47—48. (Совместно с И. Ф. Мусаевым).

Род *Echinops* L. — Мордовник // Там же. С. 78. (Совместно с Л. И. Крупкиной).

Род *Iris* L. — Касатик // Там же. С. 24—25. (Совместно с Г. Г. Постоваловой).

Род *Origanum* L. — Душица // Там же. С. 76. (Совместно с Л. И. Крупкиной).

1992. Лекарственные растения Костромской области: Справочник. М.: Наука. 366 с. (Совместно с В. В. Шутовым, А. М. Задорожным).

Справочник по лекарственным растениям. 2-е изд. М.: Наука, 416 с. (Совместно с А. М. Задорожным и др.).

Целебные растения Дальнего Востока. Владивосток. 160 с.

1995. О видовой самостоятельности видов рода *Hypecoum* // Первый междунар. симпоз. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования»: Тез. докл. Пущино. С. 532—533. (Совместно с О. Н. Толкачевым).

1996. Монографическое изучение родов и видов — главная задача ресурсоведения // Тр. 1-й Всерос. конф. по бот. ресурсоведению СПб. С. 16—17. (Совместно с А. Н. Цицилиным).

1998. Dictionary of plant names. Over 100000 Names of about 10.000 species and varieties of flowering and fern-like plants in Latin, Russian, English and Chinese (hieroglyphic and Latin transliterated). Koenigstain/Taunis (Germany): Scientific books. 1093 p. (co-author V. A. Panasiuk).

© А. К. Еленевский, В. С. Новиков, В. Н. Павлов

Московский педагогический
государственный университет

Получено 4 XI 1998

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57) : 581.5

ПАМЯТИ ЕКАТЕРИНЫ ВАСИЛЬЕВНЫ ЛУКИНОЙ
(1916—1997)

G. A. YULOVA, V. P. VOROTNIKOV, I. L. MININZON. IN MEMORIAM: EKATERINA VASSILYEVNA LUKINA (1916—1997)

5 июля 1997 г. на 81-м году жизни скончалась известный ботаник, старейший эколог Нижегородской области, председатель секции особо охраняемых природных территорий областной организации Всероссийского общества охраны природы (ВООП) и член Русского ботанического общества Екатерина Васильевна Лукина.

Е. В. Лукина родилась 5 декабря 1916 г. в д. Тяпино Арзамасской (ныне Нижегородской) обл. После окончания средней школы в 1935 г. в г. Горьком она поступила на биологический факультет Горьковского государственного университета; по окончании университета в 1940 г. была принята в аспирантуру к проф. С. С. Станкову на кафедру морфологии и систематики растений. В 1944 г. Е. В. окончила аспирантуру и защитила кандидатскую диссертацию. Почти полвека жизнь Е. В. была связана с Нижегородским университетом, где она начала работать в 1944 г. сначала ассистентом, затем с 1946 г. старшим преподавателем, а с 1952 г. доцентом кафедры систематики растений и геоботаники. В 1982 г. Е. В. ушла на пенсию.

За время своей творческой деятельности Е. В. Лукина опубликовала свыше 90 научных работ. Начало научной деятельности Е. В. Лукиной связано с изучением растительности Крыма, однако основные публикации Е. В. посвящены изучению и охране растительного покрова Нижегородского края («Охрана редких растений и растительных сообществ Горьковской области» (1975), «Об адвентивных видах флоры Горьковской области» (1989) и др.). Эти публикации основаны на обработке многочисленных полевых наблюдений и имеют важное значение для выяснения особенностей флоры Нижегородской обл. и организации ее охраны. В этих работах выявлены причины, определившие состав и структуру изучаемой флоры. Интересной особенностью, отмеченной Лукиной, является наличие не менее 130 заносных видов, обусловленное тысячелетней культурой земледелия.

Центральное место в работах Е. В. уделено изучению водной и прибрежно-водной растительности. Эти исследования проводились в связи с созданием Горьковского водохранилища. Как геоботаник, прекрасно владевший методами полевых исследований, Е. В. провела тщательные уникальные многолетние наблюдения за формированием растительности нового побережья. Одни только названия опубликованных работ свидетельствуют об исчерпывающем характере предпринятого исследования: «К вопросу формирования растительности на побережье Горьковского водохранилища» (1963), «Динамика растительности мелководий Горьковского водохранилища в первые 10 лет его существования» (1968) и др. Эти работы не только представляют значительный научный интерес, но и содержат практические рекомендации для рационального хозяйственного использования сложившейся растительности.

Много лет Е. В. занималась стационарными полевыми исследованиями растительности озер и болот Нижегородской обл., о которых ранее имелись только отрывочные сведения. В серии работ приведены описания растительных сообществ, выявленных при обследовании озер и водоемов области, предложены пути повышения их продуктивности и охраны.

Важное значение для характеристики творческой деятельности Е. В. имеет ее природоохранная работа. Являясь председателем секции особо охраняемых природных территорий областной организации ВООП, она вела большую работу по отбору и паспортизации наиболее ценных природных объектов Нижнего Новгорода и области для объявления их памятниками природы. Этот труд основывался на великолепном знании истории растительного покрова области. При оценке как рукотворных, так и естественных природных объектов ею использовался исторический подход. Е. В. описала 10 старинных парков и усадебных комплексов, которые являются памятниками садово-паркового искусства, и дала анализ более 70 памятников естественной природы, сохранивших уникальную информацию об истории развития растительных ландшафтов нижегородского края. Известна большая популяризаторская и просветительская работа Е. В. в средствах массовой информации по экологическому воспитанию населения, направленная на охрану гено- и ценофонда страны.

Высокий профессионализм и превосходное знание флоры Нижегородской обл. позволили Е. В. выявить ряд редких и реликтовых видов растений области. Сведения о них содержатся в работах «К изучению водной и прибрежно-водной флоры Балахнинского и Дзержинского районов Горьковской области» (1973), «О редких и новых растениях Горьковской области и прилегающих к ней территорий» (1984) и др. Эти материалы существенно дополняют наши представления о флоре области. В числе российских ботаников-флористов Е. В. была приглашена для работы над картами для «Атласа флоры Европы» и флористической ревизии базы данных по Евразии. Она придавала огромное значение университетскому гербарию. Известно великолепное знание Е. В. флоры области; не менее великолепным было ее знание гербарных фондов, причем не только обработанных.

Е. В., как истинного ботаника-исследователя, интересовал растительный мир не только Нижегородского края. В составе экспедиций АН СССР она принимала участие в изучении водной растительности Средней Волги и Горьковского водохранилища, ее привлекала растительность Крыма, Закарпатья и русского Севера. Здесь за время своих многолетних полевых исследований Е. В. собрала обширный гербарий, существенно расширив фонды Гербария Нижегородского университета, а также направляла свои сборы в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Московского государственного университета (MW).

Е. В. много времени отдавала педагогической работе. Она читала общий курс анатомии и морфологии растений, систематики высших растений, специальные курсы по географии растений, геоботанике, экологии растений, болотоведению; вела общий практикум по высшим растениям, различные специальные практикумы; руководила учебной и производственной практикой студентов, курсовыми и дипломными работами. Е. В. была чрезвычайно требовательным и строгим учителем и воспитателем, давала студентам глубокие знания. Лекции Е. В. отличались содержательностью, эмоциональностью, наглядностью. Она иллюстрировала излагаемый материал не только гербарием, таблицами и рисунками на доске, но и примерами из художественной литературы (прозы и поэзии), где были упоминания о растениях или посвящения им. Екатерина Васильевна беззаветно любила свой предмет и прививала к нему любовь студентам.

Особую привязанность Е. В. составляла Пустынская биологическая станция Нижегородского университета и Пустынский заказник. Она разработала маршруты для летней полевой практики по геоботанике, которые отражали многообразие природных ландшафтов и фитоценозов. На летней учебной полевой практике Е. В. прекрасно сочетала лекционные и полевые занятия. Она понимала полевую практику прежде всего как изучение растительного мира в природе, знакомство с миром растений в разнообразных условиях существования. Ее занятия по полевой ботанической практике являлись классическими, их можно было также считать введением в историю изучения растительного мира края и введением в историческую географию растений. Вечерами она приходила к студентам; обсуждала проверенные ею полевые дневники; интересовалась бытом и жизнью студентов; рассказывала о своих поездках, своих учителях (которых она почитала всю свою жизнь); читала на память стихи; рассказывала о своих студенческих годах, о тяжелых днях войны, когда ее как аспирантку Горьковского университета послали на уборку урожая осенью 1941 г. С особой любовью и чувством глубокой благодарности Е. В. вспоминала о лекциях своего любимого учителя и научного наставника С. С. Станкова, учила, как нужно работать над конспектами лекций. Е. В. хорошо знала историю биостанции и рассказывала о прежней ее планировке, о первой даче, о музыкальных и литературных вечерах преподавателей и студентов в ней. Неизгладимые впечатления от этих неофициальных встреч с Е. В. остались у ее учеников на всю жизнь.

Е. В. была ведущим преподавателем кафедры, щедро делившимся своими знаниями, умением и опытом с коллегами. Много энергии и душевных сил она отдавала молодым коллегам. Вечерами на биостанции она собирала преподавателей, ведущих занятия со студентами по геоботанике, и подробно разбирала с ними каждую экскурсию: на что обратить внимание, какие растения показать студентам, что рассказать, а какое растение обойти стороной, чтобы не нанести урон флоре заказника.

После ухода на пенсию интенсивность творческой и научной деятельности Е. В. не уменьшилась. Она не только продолжала работать над оформлением ранее собранных материалов, но и участвовала в полевых исследованиях. В этот период, который занял 15 лет, Е. В. проводила большую работу в областной организации ВООП, где возглавляла Секцию особо охраняемых природных территорий. Она выезжала в различные районы области, выявляла уникальные природные объекты и рекомендовала их к охране как памятники природы; проводила инвентаризацию и паспортизацию охраняемых природных территорий области и объектов Нижнего Новгорода. Благодаря ее разъяснительной работе во многом сохраняется растительный облик Нижнего Новгорода. В последние 3 года Е. В., будучи прикованной к постели, опубликовала важную резюмирующую работу «О некоторых особенностях флоры Нижегородской области» (1994), методические рекомендации для студентов-биологов «Конспект флоры окрестностей Пустынской Биостанции Нижегородского университета» (1994), книгу «О памятниках природы Нижегородской области» (1996), приняла участие во флористической ревизии базы данных «Бобовые Северной Евразии» по программе ILDIS (1996), подготовила и сдала в печать книгу «Памятники природы города Нижнего Новгорода», увидевшую свет на сороковой день после кончины Е. В. Лукиной. В последние месяцы своей жизни она приступила к новой большой работе «Водная растительность Нижегородской области», над которой трудилась до последней своей минуты (эта книга сдана в печать, но еще не вышла).

Е. В. внесла огромный вклад в дело изучения растительного покрова Нижегородской области и охраны ценных уголков ее природы. Она пользовалась глубоким уважением и любовью студентов, сотрудников биологического факультета университета и областной организации ВООП. Е. В. была хранителем и продолжателем ботанических традиций, заложенных ее учителями С. С. Станковым и Д. С. Аверкиевым.

Екатерина Васильевна отличалась прямотой и независимостью суждений, исключительной порядочностью и честностью. Ученый, педагог, замечательный и целеустремленный человек, она оставила глубокий след в умах и сердцах всех, кто ее знал. В ее лице мы потеряли крупнейшего флориста-геоботаника и эколога Нижегородского края.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. В. ЛУКИНОЙ

1940. К вопросу о приуроченности растений к горным породам в районе среднего течения р. Качи в пределах Крымского заповедника // Сб. студенческих работ Горьков. гос. ун-та. Биологический факультет. Вып. 1. Горький: Горьков. обл. изд-во. С. 7—11.

1948. Реликтовые эндемики флоры Крыма // Тр. гос. Никит. бот. сада. Т. 25. Вып. 1—2. С. 161—177.

1957. Растительный покров района Горьковского водохранилища на участке Городец—Юрьевец и некоторые задачи фитомелиорации его побережья // Тез. докл. совещ. по биологическим проблемам новых водоемов. Горький. С. 87—89.

1963. К вопросу формирования растительности на побережье Горьковского водохранилища // Учен. зап. Горьков. гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 63. С. 98—100. (Совместно с И. Г. Никитиной и О. И. Цивциной).

1964. К семидесятилетию со дня рождения Дмитрия Сергеевича Аверкиева // Бот. журн. Т. 49. № 8. С. 1221—1226. (Совместно с А. Д. Смирновой).

Памяти Сергея Сергеевича Станкова (1892—1962) // Бюл. МОИП. Отд. биол. № 5. С. 144—145.

1966. Сем. *Boraginaceae* G. Don. Бурачниковые // Е. В. Вульф. Флора Крыма. М.: Колос. Т. 3. Вып. 2. С. 26—66.

1968. Виды ив окрестностей биостанции Горьковского государственного университета // Учен. зап. Горьков. гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 90. С. 129—132. (Совместно с Н. В. Пешковой).

Динамика растительности мелководий Горьковского водохранилища в первые 10 лет его существования // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир: Изд-во Владимир. пед. ин-та им. П. И. Лебедева-Полянского. С. 203—205.

История изучения флоры и растительности Горьковской области // Учен. зап. Горьков. гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 90. С. 106—113. (Совместно с Д. С. Аверкиевым и А. Д. Смирновой).

Прибрежно-водная растительность Горьковского водохранилища // Волга-I. Первая конф. по изучению водоемов бассейна Волги: Тез. докл. Тольятти. С. 97—99.

Растительность мелководий Горьковского водохранилища // Уч. зап. Горьков. гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 84. С. 279—283. (Совместно с И. Г. Никитиной).

Характеристика растительного покрова и почв территорий, подтопленных Горьковским водохранилищем // Сб. работ Горьковской и Волжской гидрометеорологических обсерваторий. Л.: Гидрометеоиздат. Вып. 5. С. 101—108. (Совместно с В. А. Бойчук, Н. Г. Котовой, Р. Б. Назмеевой).

1969. Методика преподавания ботаники на летней учебной практике в Горьковском университете // Организация и методика проведения учебной практики на биологическом и биолого-почвенном факультетах университетов: Тез. докл. межвуз. науч.-метод. конф. по учебным практикумам биологических и биолого-почвенных факультетов университетов. М. С. 34—37. (Совместно с А. Д. Смирновой, П. А. Суворовым).

1970. Геоботаническая характеристика некоторых карстовых озер Горьковской области // Биология озер: Тр. Всесоюз. симпоз. по основным проблемам пресноводных озер (25—29 мая 1970 г.). Вильнюс. Т. 3. С. 87—103.

1971. Закономерности распределения растительности на побережье Горьковского водохранилища // Учен. зап. Горьков. гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 139. С. 43—46.

1972. Водная и прибрежно-водная растительность водохранилища-охладителя ГоГРЭС им. А. В. Винтера // Информ. бюл. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР. Л.: Наука. № 15. С. 17—21.

Краткая характеристика растительности района Горьковского водохранилища // Учен. зап. Горьков. гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 112. С. 185—205.

Методика проведения летней учебной практики по ботанике в Горьковском университете // Летняя учебная практика по биологии и почвоведению в университетах: Матер. мужвуз. науч.-метод. конф. по учебным практикам биологических и биолого-почвенных факультетов университетов. М.: Изд-во МГУ. С. 58—64. (Совместно с А. Д. Смирновой).

1973. К изучению водной и прибрежно-водной флоры Балахнинского и Дзержинского районов Горьковской области // Матер. Второго совещ. по флоре и растительности Окско-Клязьминского междуречья. М.: Наука. С. 33—36.

Прибрежно-водная и водная флора Яхринского залива Горьковского водохранилища // Учен. зап. Горьков. гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 162. С. 81—104.

1974. Ботанико-географическое районирование области // Природа Горьковской области. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во. С. 278—285.

Водная и прибрежно-водная растительность // Там же. С. 226—278.

История изучения водной флоры и растительности Горьковской области // Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья. Горький: Изд-во Горьков. гос. ун-та. Вып. 2. С. 106—125. (Совместно с И. Г. Никитиной).

Методика проведения летней учебной практики по ботанике на вечернем отделении в Горьковском государственном университете и характеристика растительного покрова района практики // Сб. матер. метод. конф. Горьков. гос. ун-та. Горький. С. 112—122. (Совместно с А. Д. Смирновой).

О методике проведения лабораторных занятий по ботанике на первом курсе биологического факультета Горьковского государственного университета // Там же. С. 99—107.

Растительность всплывших торфяников Горьковского водохранилища // Учен. зап. Горьков. гос. ун-та. Сер. биол. Вып. 157. С. 30—39.

Растительный покров. Леса // Природа Горьковской области. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во. С. 187—221.

Степи // Там же. С. 221—226.

1975. *Betula nana* L. в Горьковской области // Бот. журн. Т. 60. № 4. С. 547—550. (Совместно с А. Д. Смирновой).

Материалы по динамике флоры и растительности озера Парового системы Пустынских озер Горьковской области // Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья. Горький: Изд-во Горьков. гос. ун-та. Вып. 4. Сер. биол. С. 42—52. (Совместно с А. Д. Смирновой и И. Г. Никитиной).

О постановке больших практикумов на биологическом факультете Горьковского университета // Тез. метод. конф. «Вопросы совершенствования методики преподавания». Горький. С. 16—18.

Охрана редких растений и растительных сообществ Горьковской области // Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья. Горький: Изд-во Горьков. гос. ун-та. Вып. 3. С. 35—39. (Совместно с А. Д. Смирновой).

Растительный покров пойменных озер Горьковской области // Там же. С. 49—57. (Совместно с И. Г. Никитиной).

Экологическая классификация высших водных растений // Там же. С. 44—49. (Совместно с И. Г. Никитиной).

1977. Внимание: «Красная книга» // «Горьковская правда». 24 июля. С. 4.

Охрана озер и водной растительности в Горьковской области // Охрана природы Горьковской области и рациональное использование ее ресурсов: Тр. Гос. с.-х. ин-та. Т. 106. Горький: С. 106—107. (Совместно с И. Г. Никитиной).

Охрана флоры и растительности озер Горьковской области // Актуальные проблемы охраны природы. Иваново: Изд-во Иванов. гос. ун-та. С. 134—136. (Совместно с И. Г. Никитиной).

Памятники природы Горьковской области. Выкса: Изд-во Горьков. обл. Совета ВООП. 14 с. (Совместно с А. Д. Смирновой).

Растения и растительные сообщества Горьковской области, нуждающиеся в охране // Актуальные проблемы охраны природы. Иваново: Изд-во Иванов. гос. ун-та. С. 108—110. (Совместно с А. Д. Смирновой).

Растительные типы эоловых озер Горьковской области // Первая Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок. С. 83—85. (Совместно с И. Г. Никитиной).

Фитоценотические особенности и растительные типы пойменных озер Горьковской области. Ч. 2. // Межвуз. сб. «Наземные и водные экосистемы». Горький: Изд-во Горьков. гос. ун-та. Вып. 1. С. 57—65. (Совместно с И. Г. Никитиной).

1980. Карта охраны растительного мира Нечерноземной зоны РСФСР. М. 1 : 1 500000. Л.: Наука. 2 л. (Совместно с А. Д. Смирновой).

Некоторые данные об изменениях во флоре и растительности водоемов Горьковского Поволжья // Комплексное изучение и рациональное использование природных ресурсов: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Калинин. С. 130—132.

О работе по картированию ареалов видов растений флоры Горьковской области для «Атласа флоры Европы» // Картирование ареалов видов флоры европейской части СССР. М.: Наука. С. 13—15. (Совместно с А. Д. Смирновой).

О редких видах водной и прибрежной флоры Горьковской области // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький: Изд-во Горьков. гос. ун-та. С. 77—83. (Совместно с И. Г. Никитиной).

Художественный плакат: «Запрещается собирать эти растения» / Горьков. обл. Совет ВООП. Горький: Волго-Вятск. кн. изд-во. (Совместно с А. Д. Смирновой, В. В. Синицыным).

Художественный плакат: «Их надо беречь!» / Аптекоуправление Горьков. облисполкома. Горький: Изд-во «Горьковская правда». (Совместно с А. Д. Смирновой, Т. М. Бибаниной).

1981. Растительность некоторых пойменных озер Горьковской области и ее охрана // Экология и охрана растений Нечерноземной зоны РСФСР. Иваново: Изд-во Иванов. гос. ун-та. С. 118—120. (Совместно с И. Г. Никитиной).

Редкие и исчезающие водные и прибрежные растительные сообщества Горьковской области и их охрана // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск: Изд-во СО АН СССР. Вып. 7. С. 137—139.

Русская мимоза и другие // «Ленинская смена». 5 марта. С. 3.

1982. Об охране редких и находящихся под угрозой исчезновения растительных сообществ различных экосистем Горьковской области // Инвентаризация, методы исследования и охрана редких растительных сообществ. Ч. 2 / Науч.-исслед. ин-т охраны природы и заповедного дела Министерства сел. хоз-ва СССР. М. Деп. ВИНИТИ, № 1059-83 Деп. (Совместно с А. Д. Смирновой).

О динамике флоры и растительности озера Великого Пустынского Горьковской области // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький: Изд-во Горьков. гос. ун-та. С. 71—77.

Озера — памятники природы. Горький: Изд-во Горьковского обл. совета ВООП. 37 с.

Растительный покров некоторых озер Балахнинской низменности // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький: Изд-во Горьков. гос. ун-та. С. 64—66.

1983. Карстовые объекты Горьковской области и меры их охраны / Горьков. обл. совет ВООП. Горький. 31 с. (Совместно с С. П. Бобровым, Р. Б. Давыдько, А. Н. Ильиным и др.).

Критерий выявления озер как памятников природы и разработка мер по их охране // Проблемы выявления, исследования и сохранения памятников природы: Тез. докл. Воронеж. С. 103—105.

Об охране участков ковыльных степей Горьковской области на северном пределе их распространения // Изучение редких и охраняемых видов травянистых растений. М.: Изд-во Москов. фил. геогр. общ. СССР. С. 73—78. (Совместно с А. Д. Смирновой).

1984. О редких и новых растениях Горьковской области и прилегающих к ней территорий // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М.: Изд-во МОИП. Секция ботаники. С. 36—38.

Похожие на апельсин // «Горьковская правда». 31 янв. С. 4.

Участки ковыльных степей Горьковской области на северном пределе их распространения // Биол. науки. № 12. С. 56—59. (Совместно с А. Д. Смирновой).

1985. Коснувшись цветка, ты потревожишь звезду... // «Ленинская смена». 24 ноября. С. 4.

Эволюция систем минерального питания растений // Эволюция функций в растительном мире: Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та. № 36. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 109—122. (Совместно с А. А. Анисимовым, Л. А. Олюниной).

1986. Озеро Светлояр: Тихая трагедия? // «Ленинская смена». 30 окт. С. 3.

О культуре редких и декоративных видов дикой флоры Горьковской области в Ботаническом саду Горьковского университета // Особенности развития редких растений при культивировании в центре европейской части СССР. М.: Наука. С. 31—35.

Caryophyllaceae (*Silenoideae*) // Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe / Ed. by J. Jalas, J. Suominen. On the Basis of Team-Work of European Botanists. Helsinki. Vol. 7. 229 p. Maps 1012—1508. (Материалы по Горьковской области; совместно с A. D. Smirnova).

1987. О состоянии памятников природы Поветлужья // Поветлужье. Проблемы природопользования. Горький: Волго-Вятск. кн. изд-во. С. 73—90. (Совместно с Н. И. Насоновой, А. Д. Смирновой).

Пустынский и другие заказники Горьковской области. Горький: Изд-во Горьков. обл. организации ВООП. 66 с. (Совместно с Р. И. Шиян).

Светлые, святые, лебединые... // «Ленинская смена». 1 июля. С. 3.

1988. Изучение и охрана редких растений водоемов Горьковской области // Тез. докл. Второй всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Борок. С. 26—28. (Совместно с А. Д. Смирновой).

Охрана гено- и ценофонда степных биогеоценозов Горьковской области // Охрана гено- и ценофонда травянистых биогеоценозов. Свердловск: Изд-во Урал. отд-ния Ин-та экологии растений и животных. С. 70—71. (Совместно с А. Д. Смирновой).

Памятники природы Горьковского края. Горький: Изд-во Горьков. обл. совета ВООП. 45 с. (Совместно с Ф. М. Баканиной, И. В. Бакка, Н. И. Насоновой, А. Д. Смирновой).

Сергей Сергеевич Станков (1892—1962) // Горьковский государственный университет. Выдающиеся ученые. Горький: Волго-Вятск. кн. изд-во. С. 138—148. (Совместно с А. Д. Смирновой).

1989. Колесом по Красной книге? // «Горьковская правда». 22 марта. С. 4.

Об адвентивных видах флоры Горьковской области // Матер. совещ. «Проблемы изучения адвентивной флоры СССР». М.: Наука. С. 42—44.

Чебоксарское водохранилище — путь к оскудению природы // Тез. докл. конф. «Комплексная оценка результатов строительства и эксплуатации Чебоксарской ГЭС». Горький. С. 58—60.

1990. Дмитрий Сергеевич Аверкиев (1889—1961) // Выдающиеся ботаники-нижегородцы. Горький: Изд-во Горьков. с.-х. ин-та. С. 17—28. (Совместно с А. Д. Смирновой).

Звезды ноосферы в нашей области и всюду // «Ленинская смена». 24 янв. С. 3.

Тускнеют жемчужины России // «Горьковская правда». 18 июля. С. 4.

1991. Заповедные места Нижегородской области. Н. Новгород: Волго-Вятск. кн. изд-во. 191 с. (Совместно с Ф. М. Баканиной, Н. И. Насоновой, Т. П. Селивановской, А. Д. Смирновой).

Оглянись вокруг и сбереги // «Нижегородская правда». 7 июня. С. 4.

1992. Основные положения организации и развития лесного хозяйства Нижегородской области. Приложения. Н. Новгород: Изд-во «Леспроект» (Поволж. гос. лесоустр. предприятие). 259 с. (Совместно с Н. В. Петуховым, Н. И. Афониным, Н. З. Боровиковым и др.).

Памятники природы Нижегородской области. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. обл. Совета ВООП. 46 с. (Совместно с И. В. Бакка).

1993. Биологи Горьковского государственного университета в годы войны // Штрихи нашей памяти. 1941—1945. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та. Вып. 4. Ч. 1. С. 64—69.

В Нижегородском отделении Российского ботанического общества // Бот. журн. Т. 78. № 1. С. 126.

Памяти Александры Дмитриевны Смирновой (1904—1992) // Бот. журн. Т. 78. № 12. С. 140—147.

1994. Конспект флоры окрестностей Пустынской биостанции Нижегородского университета. (Методические рекомендации для студентов-биологов). Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та. 59 с. (Совместно с В. П. Воротниковым, С. С. Веретенниковым, В. И. Волкорезовым, Н. В. Куприяновым).

О некоторых особенностях флоры Нижегородской области // Бот. журн. Т. 79. № 5. С. 28—32.

Памяти Александры Дмитриевны Смирновой (1904—1992) // Бюл. МОИП Отд. биол. Т. 99. Вып. 2. С. 115—117.

1995. Памятники природы Нижегородской области как памятники истории и культуры // Тез. докл. VI науч. конф. «Проблемы исследования памятников истории, культуры и природы Европейской России». Н. Новгород. С. 86—88.

1996. Быть ли Нижнему зеленым? // «Нижегородские новости». 25 дек. С. 3.

О памятниках природы Нижегородской области. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. обл. Совета ВООП. 67 с.

Флористическая ревизия 1994 г. базы данных «Бобовые Северной Евразии» — материал по Нижегородской области (программа ILDIS) // Legumes of Northern Eurasia (A Check-List) / Ed. by G. P. Yakovlev, A. K. Sytin, Yu. R. Roskov. Kew. 724 p.

1997. Памятники природы города Нижнего Новгорода. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. обл. Совета ВООП. 142 с. (Совместно с Ф. М. Баканиной).

© *Г. А. Юлова, В. П. Воротников, И. Л. Mининзон*

Нижегородский государственный
университет им. Н. И. Лобачевского

Получено 7 VII 1998

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:582.736

«БОБОВЫЕ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ: ИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА НА КОМПАКТ-ДИСКЕ» — ПЕРВАЯ ОТЕЧЕСТВЕННАЯ БОТАНИЧЕСКАЯ ГИПЕРБАЗА ДАННЫХ[1]

A. L. LOBANOV. «LEGUMES OF NORTHERN EURASIA: INFORMATION SYSTEM ON COMPACT DISC» — FIRST RUSSIAN BOTANICAL HYPERDATABASE

На последнем съезде Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 1998 г.) состоялось знаменательное событие — презентация компьютерного издания «Бобовые Северной Евразии», реализованного на компакт-диске с использованием сравнительно новой идеологии гипербаз данных. В предисловии к диску академик А. Л. Тахтаджян так охарактеризовал эту работу: «Мне приятно представить пользователям первую в России научную публикацию на CD-ROM в области ботаники. Этот диск интересен в двух аспектах. Во-первых, это наиболее полная на сегодняшний день таксономическая сводка порядка *Fabales* в Северной Евразии. Во-вторых, это очень удачный пример использования новых информационных технологий в биологии. Я думаю, эту работу смело можно назвать прологом к „Флоре России"» (Росков и др., 1998: screen page).

Издания такого типа требуют по сравнению с подготовкой печатной монографии удвоенных (если не утроенных) усилий от авторов, но зато дают пользователю такие удобства и возможности, которые даже теоретически нельзя получить в традиционной книге. Чтобы полностью осознать значение этого события, необходим краткий экскурс в историю электронных публикаций.

Несмотря на широкое распространение персональных компьютеров, наступление эры безбумажных технологий, предсказанное многими специалистами по информатике еще два десятка лет назад, пока не наблюдается. Подавляющее большинство пользователей компьютеров предпочитает изучать длинные тексты не на экране дисплея, а на привычной бумаге. Появление быстро и бесшумно работающих лазерных и струйных принтеров явно способствует увлечению распечатками текстов. Количество традиционных бумажных изданий пока не уменьшается, а расход бумаги в миллионах принтеров постоянно растет.

Однако появление на компьютерном рынке лазерных дисков — дешевых и компактных носителей огромных объемов информации — дает надежду на изменение существующего положения. Переход от дискет к компакт-дискам явился таким количественным изменением, которое привело к качественному скачку и вызвало рождение новой области информатики — мультимедиа, объединяющей в себе технику, науку и искусство.

Уникальным свойством компьютерных компакт-дисков (или CD-ROM) является соотношение цены и их вместимости: при себестоимости, сопоставимой с ценой дискеты, один лазерный диск может вместить информацию, размещаемую ранее на 500 дискетах (т. е. около 300 тысяч страниц текста). А мультимедиа как раз подразумевает в первую очередь использование в компьютерных продуктах хороших цветных изображений, звуков и фильмов, требующих для хранения таких больших объемов памяти, которые были практически недоступны широкому кругу пользователей до появления CD-ROM. Грамотное использование CD-ROM позволяет создавать электронные публикации с такими свойствами, которые принципиально недостижимы в традиционных бумажных изданиях.

---

[1] Росков Ю. Р., Яковлев Г. П., Сытин А. К., Жезняковский С. А. Бобовые Северной Евразии: информационная система на компакт-диске: CD-ROM. СПб.: Изд-во СПХФА, 1998. ISBN 5-8085-0019-2.

Биологи сразу оценили возможности, предоставленные новой технологией, и в разных странах изданы уже несколько десятков биологических энциклопедий, популярных пособий и научных руководств по отдельным группам организмов на CD-ROM. Для биологов-систематиков, флористов и фаунистов в первую очередь интересны электронные издания на CD-ROM, объединенные наличием на каждом из них информации о каком-то наборе таксонов. Диапазон ранга таксонов в этих изданиях очень широк — от вида до царства, а число таксонов в одном издании меняется от 20—30 до нескольких тысяч. Для работы с разными аспектами содержания обычно используются специализированные программы-инструменты: просмотрщики текстовых описаний таксонов и высококачественных иллюстраций к ним, проигрыватели аудио- и видеофрагментов, базы данных с аппаратом формирования и выполнения запросов, диалоговые иллюстрированные определители, интерактивные географические карты ареалов, средства работы с древом многоуровневой иерархической классификации таксонов и т. д.

Анализ большого числа таких изданий позволил разработать их классификацию (Лобанов, Дианов, 1998). В основу классификации положены два признака: ведущий тип информации и способ связи отдельных блоков информации друг с другом. По этим признакам выделены 3 класса изданий на CD: давно известный всем гипертекст и 2 новых — гиперизображение и гипербаза данных.

Гипертекст — это структурированный текст с удобными, предусмотренными его авторами переходами от одной части к другой и с возможностью равноправного включения наряду с текстом рисунков, звуковых, анимационных и видеофрагментов. Обычно части гипертекста связываются в иерархическую древовидную систему (типа многоуровневого оглавления книги), дополняемую множественными ассоциативными связями между отдельными частями. Типичным гипертекстом являются выпускаемые Амстердамским экспертным центром таксономической идентификации (ETI) диски «Базы данных по мировому биоразнообразию» (Schalk, 1994). Недостаток пособий этого класса — отсутствие гибких, динамически изменяемых связей отдельных программ-инструментов друг с другом. Например, после выделения на карте группы видов для одного региона нельзя воспользоваться определителем только для них. Нельзя получить обобщенную карту ареалов для произвольно отобранной группы таксонов. Это вызвано тем, что гипертекст подразумевает работу пользователя только с жестко запрограммированной авторами системой связей между отдельными элементами содержания.

Второй выделенный нами класс изданий на CD-ROM — гиперизображение. Основным признаком этого класса является неявно структурированное двумерное или трехмерное изображение, путешествие по которому позволяет переходить от одного блока информации к другому. Наилучший пример — серия дисков «Виртуальная реальность» фирмы Dorling Kindersley Multimedia, в которых имитируется экскурсия по музею (Bird — Virtual Reality, 1995). Пользователь может перемещаться по залам музея, подходить поближе к заинтересовавшим его экспонатам и знакомиться с ними подробнее. Прямо от описания одного экспоната можно перейти к нескольким ассоциативно связанным с ним экспонатам. Однако при построении биологических монографий гиперизображение имеет точно такие же недостатки, как и гипертекст.

Третий класс биологических изданий — гипербаза данных. В основе таких изданий лежит набор однородных блоков информации о таксонах и поисковый аппарат для реализации многоаспектных запросов и выделения нужного подмножества таксонов, с тем чтобы потом разными средствами (программами-инструментами) изучить информацию о каждом из них. Среди ботанических изданий к этому классу можно отнести американскую «Садовую энциклопедию» (Garden Encyclopedia, 1996) и канадский определитель овсяниц (Aiken et al., 1997). Но эти пособия не могут служить идеальными образцами компьютерных монографий — в них не используются карты, очень упрощена иерархия таксонов и т. д.

Цельная концепция построения компьютерных биологических монографий на основе гипербаз данных с включением развитых возможностей гипертекста разрабатывалась в последние годы в Зоологическом институте РАН (Дианов, Лобанов, 1995; Lobanov et al., 1996; Лобанов, Дианов, 1997; Степаньянц и др., 1997). Эта концепция была реализована авторами в пакете программ, получившем название DIALOBIS (DIALOgue Biological Identification Systems). С помощью этого пакета подготовлены и выпущены немецкой фирмой «Dialobis edition» два CD-ROM: двуязычный (русско-немецкий) «Wir bestimmen Kaefer — Мир жуков» (Лобанов, Дианов, 1996) и немецкий «Wir bestimmen Baeume — деревья Германии» (Schilowa et al., 1997).

Идеи DIALOBIS были подхвачены и развиты в БИН РАН (Росков, 1997; Росков, Жезняковский, 1998). Упорный труд авторов в течение двух с лишним лет привел их к заслуженному успеху — CD-ROM «Бобовые Северной Евразии» можно считать образцовым изданием в классе гипербаз данных. А во многих отношениях (общее число таксонов и иллюстраций, большое число разновидностей карт, детальнейшая документированность всех элементов информации и т. д.) он является в этом классе рекордным.

Справочно-информационная система «Бобовые Северной Евразии на компакт-диске» (Росков и др., 1998) представляет собой электронный вариант значительно переработанного и расширенного английского издания конспекта «Legumes of Northern Eurasia: A Check-list», вышедшего в Великобритании в 1996 г. (Yakovlev et al., 1996). CD-ROM содержит переработанную текстовую информацию книги, продублированную на русском языке (с возможностью переключения языка в любой момент работы с диском), а в дополнение к текстам — такое большое количество черно-белых и цветных иллюстраций (более 2500), которое даже трудно представить опубликованным в одной книге. Другие новые возможности CD-ROM вообще нельзя реализовать в бумажном издании. Самые впечатляющие из них — динамически изменяемые карты ареалов, многоаспектный поиск таксонов в базе данных с передачей отобранного подмножества другим программам-инструментам, удобная система документирования источников для всех элементов информации.

Пользователь диска имеет в своем распоряжении 7 основных опций, или инструментов, приспособленных для работы с разными аспектами информации, имеющейся на диске.

Особняком стоит опция, которая открывает обширное введение к диску. Введение является типичным гипертекстом и содержит разнообразные сведения по истории создания диска, данные об авторах и авторских правах, справочную информации о системе в целом, о структурах данных, словарях и т. д. Введение поражает тщательностью обоснований выбора той или иной формы представления данных, классификаций, схем районирования, способов транскрибирования названий и т. п. Каждое положение снабжено библиографическими ссылками, иллюстрациями и картами.

Два инструмента — «Поиск» и «Фильтры» — составляют справочно-поисковый аппарат издания. Первый обеспечивает поиск видов по любым фрагментам латинских и местных названий, второй — составление и выполнение комплексных запросов по основным полям базы данных. Результат выполнения запроса может быть передан любому из следующих инструментов для детального изучения информации об отобранных таксонах. Именно эта связь блока запросов с другими инструментами позволяет отнести рецензируемое издание к классу гипербаз данных. Запросы могут включать одновременно до 15 аспектов: латинское название рода или трибы, географический регион, тип эндемизма, биомы и сообщества, макрорельеф, субстраты, жизненную форму, категории жизненных форм по К. Раункиеру, типы жизненных форм по И. Г. Серебрякову, жизненный цикл, число хромосом, природоохранный статус, хозяйственное использование, наличие иллюстраций.

Следующие 4 инструмента предназначены для детального изучения одного из 4 аспектов информации об одном таксоне или о группе выбранных таксонов. Все эти инструменты имеют одинаковые правила перемещения по систематическому списку таксонов и могут выбирать следующий таксон из всего списка, из одной трибы, из одного рода или из подмножества видов, отобранного из базы данных инструментом «Фильтры». Каждый инструмент может экспортировать информацию с экрана в текстовые или графические файлы для последующей распечатки.

Инструмент «Конспект» позволяет просматривать основную текстовую информацию о конкретном таксоне и литературные ссылки, которыми снабжен каждый элемент сведений. Особенно разнообразны сведения о видах, сгруппированные по следующим рубрикам: номенклатура — валидное латинское название и его синонимы, местные названия на разных языках, географическое распространение в терминах специально разработанной для рецензируемого издания 4-уровневой иерархической классификации, эндемизм, жизненные формы, хлорофиллоносность зародыша, числа хромосом, типичные местообитания, литературные источники (с выделением публикаций, содержащих карты распространения и иллюстрации), экономическое значение, природоохранный статус, примечания.

Инструмент «Рисунок» позволяет просматривать штриховые и цветные изображения видов, а также обобщенные диагностические рисунки родов и триб. Многие виды снабжены несколькими рисунками — их тогда можно просмотреть по очереди. Всего на диске представлено 1975 черно-белых штриховых и 535 цветных иллюстраций для 1256 видов. Каждую иллюстрацию сопровождает следующая информация: библиографическая ссылка на издание, в котором была опубликована иллюстрация; автор иллюстрации; номера страницы и рисунка; латинское название, под которым приведен в издании данный таксон. Особую ценность представляют 250 цветных иллюстраций, которые были сделаны на основе старинных гравюр ручной раскраски из уникальных работ П. С. Палласа, И. Г. Гмелина, Ф. А. Маршалла Биберштейна, К. Ф. Ледебура и др. Этим изданиям посвящен на диске специальный комментарий сотрудника Библиотеки Российской академии наук Т. А. Черной. Еще 220 цветных иллюстраций получены с цветных слайдов из коллекций целого ряда специалистов.

Особый интерес представляет инструмент «Карта», предназначенный для интерактивного конструирования многослойных карт распространения видов и родов, а также для просмотра обзорных карт распространения триб. Издание содержит 2254 карты распространения видов бобовых на территории Северной Евразии, а также 105 карт распространения родов и карты ареалов 28 триб. Наименьшей единицей представления ареалов видов и родов на карте, как и в тексте, является административная область. На охваченной изданием территории выделено 224 такие единицы. Карты видов и родов были автоматически сгенерированы на основании текстовой информации базы данных и подвергнуты ботаническому редактированию. Ареал каждого вида имеет 3 цвета заливки, которые обозначают хорологический статус вида. На картах распространения родов и ареалов триб более темными цветами выделены области максимального видового разнообразия этих таксонов. Любую карту вида можно представить на экране интерактивно выбранным способом как сочетание двух или более слоев. В качестве подложки можно избрать чистый фон, физико-географическую карту, карту растительности, карту почв или карту природных зон и ландшафтных стран. В качестве схемы районирования Северной Евразии можно выбрать флористические провинции по А. Л. Тахтаджяну, районы «Флоры СССР» и Монголии, районы «Флоры России» по Р. В. Камелину или схему TDWG стандарта. Таким образом для ареала одного вида можно получить не менее 20 вариантов многослойной карты, а картографический блок издания позволяет построить не менее 45 000 разных карт, что абсолютно недостижимо в традиционном бумажном издании.

Инструмент «Источники» предназначен для просмотра списка библиографических источников данных для каждого таксона. Каждая русская ссылка снабжена переводом на английский язык. Общий список источников включает 813 единиц.

Можно сказать, что диск «Бобовые Северной Евразии» практически не имеет ограничений по экспорту информации (за исключением текста введения). Он позволяет вывести в виде текстового файла любую информацию о текущем виде, роде или трибе, получить полнотекстовой конспект на русском или английском языках на основании составленного запроса, экспортировать черно-белые иллюстрации и карты распространения (включая различные основы и варианты районирования) в графическом формате *.BMP. Единственное, что нельзя взять с диска цивилизованным путем, это цветные иллюстрации старинных гравюр XVIII—XIX вв., так как это ограничение оговорено соглашением с Библиотекой РАН.

Несколько слов о компьютерной программе, использованной авторами. Это оригинальная разработка С. А. Жезняковского, которая может быть охарактеризована как check-list explorer, т. е. программа, позволяющая работать с данными без их редактирования. При инсталляции программа размещается на жестком диске и занимает на нем 200 Kb. Основной массив данных остается на компакт-диске. Все данные размещены в 10 файлах собственного формата (*.dtx), центральным среди них является файл объемом 517 Mb, содержащий всю текстовую и графическую информацию о таксонах. Все программные компоненты написаны на языке Borland Pascal 7.0.

Рецензируемый диск весьма нетребователен к оборудованию — ему достаточен персональный компьютер, совместимый с IBM PC AT и имеющий центральный процессор i386 (или i486, Pentium, Pentium MMX); видеоадаптер, поддерживающий спецификацию VESA 1.2, с 512 Kb VideoRAM (используется режим 800 × 600 × 256 цветов); свободная расширенная память (XMS) объемом не менее 1 Mb. При использовании процессоров семейства Pentium II с тактовыми частотами выше 266 MHz возможны проблемы с запуском основной программы. Операционная система должна быть полностью совместима с MS-DOS 6.xx (программа способна также полноценно функционировать в DOS сеансах Windows 3.xx и Windows 95). Установка программы очень проста, а с некоторыми ограничениями информационная система способна работать непосредственно с компакт-диска, без предварительной установки.

В настоящее время авторы диска открыли постоянный сайт технической поддержки изданного компакт-диска в Internet ⟨http: // www. pharm. runnet. ru/legumes⟩. На сайте размещена версия программы для Windows, вспомогательные программы для преодоления препятствий работы на Pentium II, технические советы, а также демонстрационная версия программы.

Рецензию полагается заканчивать критическими замечаниями. Но содержание рассматриваемого издания настолько отшлифовано, а программное обеспечение настолько продумано, что остается только придраться к несущественным мелочам или критиковать авторов за то, чего в их произведении вообще нет. Первый путь идет вразрез с общим тоном этой рецензии, который в свою очередь обусловлен прекрасным общим впечатлением от диска. Второй путь я склонен считать запрещенным приемом, тем более если учесть весьма небольшой авторский коллектив, сжатые сроки подготовки издания и более чем ограниченные финансовые возможности. Поэтому я ограничусь только пожеланиями, которые могут быть учтены авторами при модернизации программного обеспечения диска без вмешательства в исходные данные.

Неплохо было бы в следующей редакции уравнять инструмент «Поиск» с инструментом «Фильтры» в способности передать результаты отбора таксонов главным инструментам системы. Удобство просмотра больших наборов иллюстраций намного повысится, если в инструменте «Рисунок» предусмотреть несколько альтернативных вариантов смены рисунков, включив возможность просмотра нескольких штриховых или цветных изображений одного вида без манипуляций с «мышью» (так, как сейчас сменяются виды). Эффективность поиска в базе данных можно значительно увеличить, если дать возможность выбирать в одном аспекте запроса несколько поисковых значений (например, одновременно ввести «Крым» и «Средняя Азия» в аспекте «Распространение»). Заметно украсила бы диск возможность делать географические запросы прямо на бланке карты, указывая «мышью» интересующие пользователя микрорегионы.

Наверняка «Бобовые Северной Евразии» не останутся единственным отечественным ботаническим диском класса гипербаз данных. Тем, кто будет развивать эту идеологию, хочется напомнить, что в арсенале инструментов этого типа изданий еще есть диалоговые многовходовые иллюстрированные определители, компьютерные альбомы для просмотра больших наборов рисунков, специализированные программы для представления биологических классификаций в виде древа, полностью интерактивные географические карты. Созданные с использованием всех упомянутых средств диски могут быть самостоятельными пособиями, превосходящими на порядок по эффективности для пользователей монографии типа «Флора СССР» и традиционные каталоги, а могут служить неоценимым приложением к книгам, отказ от которых, конечно же, еще не произойдет в ближайшем будущем. Хорошая биологическая монография на CD-ROM по дополнительным возможностям и удобству для пользования соотносится с традиционным томом примерно также, как этот том — с грудой глиняных клинописных табличек, содержащих ту же самую информацию.

Несомненно, что издания на CD-ROM, использующие идеологию гипербаз данных, могут быть очень эффективными инструментами как в исследованиях систематики и биологического разнообразия разных групп организмов, так и в использовании накопленных данных биологами прикладных направлений, преподавателями и студентами, специалистами служб защиты растений и охраны природы, а также и другими пользователями, нуждающимися в быстром и точном определении растений и животных и получении информации о них по разнообразным запросам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дианов М. Б., Лобанов А. Л. Компьютерная географическая система ZOOMAP для картирования ареалов растений и животных // II совещ. «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях» (Санкт-Петербург, 17—19 апр. 1995 г.): Тез. докл. СПб. 1995. С. 16—17.

Лобанов А. Л., Дианов М. Б. Мир жуков — Wir bestimmen Kaefer: CD-ROM. Berlin, 1996.

Лобанов А. Л., Дианов М. Б. CD-ROM: новый инструмент изучения биологического разнообразия // Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях: Сб. науч. тр. СПб., 1997. С. 55—57.

Лобанов А. Л., Дианов М. Б. Комплекс программ для создания компьютерных зоологических монографий на компакт-дисках // Отчетная науч. сес. по итогам работ 1997 г.: Тез. докл. СПб., 1998. С. 27—28.

Росков Ю. Р. Бобовые Северной Евразии: справочно-информационная система на компакт-диске // Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях: Тез. науч. докл. СПб., 1997. С. 42—43.

Росков Ю. Р., Жезняковский С. А. Первый в России научный компакт-диск по ботанике // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. науч. докл. Т. 2. СПб., 1998. С. 172.

Росков Ю. Р., Яковлев Г. П., Сытин А. К., Жезняковский С. А. Бобовые Северной Евразии: информационная система на компакт-диске: CD-ROM. СПб., 1998. ISBN 5-8085-0019-2.

Степаньянц С. Д., Лобанов А. Л., Дианов М. Б. (ред.). Базы данных и компьютерная графика в зоологических исследованиях // Тр. ЗИН РАН. Т. 269. СПб., 1997. С. 1—208.

Aiken S. G., Dallwitz M. J., McJannet C. L., Consaul L. L. Fescue Grasses of North America: CD-ROM. Ottawa, 1997.

Bird — Virtual Reality: CD-ROM. Dorling Kindersley Multimedia. 1995.

Garden Encyclopedia: CD-ROM. USA: Book That Work, 1996.

Lobanov A. L., Dianov M. B., Schilow W. F. Multimediale computergesteuerte Identifikationssysteme der lebenden Organismen auf CD-ROM // DIALOBIS-News. 1996. N 2. S. 3—6.

Lobanov A., Dianov M., Schilow W., Schilowa B. DIALOBIS — the computer dialogue system for the identification and database storage of biodiversity // Global biodiversity research in Europe. International Senckenberg Conference (Frankfurt a.M., December 9—13, 1996): Abstract Volume. 1996. N 2. P. 49—50.

Schalk P. H. The application of interactive multimedia software in taxonomy and biological diversity studies // ETI Newsletter. 1994. P. 1—6.

Schilowa B., Schilow W. F., Lobanov A. L., Dianov M. B. Wir bestimmen Baeume: CD-ROM. Berlin, 1997.

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of Northern Eurasia: a check-list. Kew, 1996. 724 p.

© *А. Л. Лобанов*

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 X 1998

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

ВОДОРОСЛИ — *ALGAE*

Protoperidinium falk-petersenii Okolodkov **sp. nov.** 116

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Conioselinum papyraceum (C. B. Clarke) Pimenov et Kljuykov **comb. nov.** . . . 91
Hieracium caesiomurorum Lindeb. **var. chlorelliceps** (Norrl. ex Juxip.) Sennik. **comb. nov.** 124
H. prolixiforme Norrl. **var. nemorum** (Fries ex Lindeb.) Sennik. **comb. nov.** . . . 123

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ

В 32-м томе ежегодника «Новости систематики высших растений» будут помещены библиографический указатель авторов и их работ, опубликованных в томах 1—30 этого издания, а также указатель названий таксонов, обнародованных в этих же томах.

CONTENTS

BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 84. N 3

Page

Egorova T. V. Draft BioCode and the traditional botanical nomenclature 1
Antonova I. S., Azova O. V. Architectural models of tree crowns 10
Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 4. *Roseae* and *Ulmarieae* (*Rosoideae*) 33
Mochalova O. A. Analysis of flora of the Koni peninsula (northern part of the Okhotsk Sea) 44

COMMUNICATIONS 56

Mikhaylova T. A. The initial stages of experimental forming of *Laminaria* communities in the White Sea 56
Kashin A. S., Kostjutshkova M. K., Kalinina I. V., Blyudneva E. A. Embryological research of interspecific hybrids of *Panicum miliaceum* × *P. coloratum* (*Poaceae*) 67
Lukina Yu. A., Rumyantseva N. I. Callusogenesis and morphogenesis in culture of immature embryos of some *Fagopyrum* (*Polygonaceae*) species 74
Vinogradova V. M. Type species of the *Apiaceae* taxa from Middle Asia kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). 3. *Aegopodium—Eryngium* 80
Pimenov M. G., Kljuykov E. V. Southern area border of *Conioselinum* (*Umbelliferae*) gets through the Himalaya 87
Pyak A. I. Features of altitudinal distribution of *Brachanthemum baranovii* (*Asteraceae*) in connection with Pleistocene events in Altai 92
Sviridenko B. F. The structure of mire coenoflora of Northern Kazakhstan 103

SISTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 116

Okolodkov Yu. B. *Protoperidinium falk-petersenii* sp. nov. (*Dinophyceae, Peridiniales*) from the Barents Sea 116
Sennikov A. N. On the species of the *Caesia* group of the genus *Hieracium* (*Asteraceae*) in the flora of Russia 120

FLORISTIC FINDINGS 126

Anenkhonov O. A., Martusova E. G. The new localities of *Tridactylina kirilowii* (*Asteraceae*) and *Camptosorus sibiricus* (*Aspleniaceae*) in Buryatia 126
Pavlova N. S. Floristic records in the mountain Slannikov (Sakhalin) 129

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 134

Elenevskiy A. K., Novikov V. S., Pavlov V. N. Alexey Ivanovich Schroeter (on the occasion of his 80th birthday) 134

OBITUARIES 142

Yulova G. A., Vorotnikov V. P., Mininzon I. L. In memoriam: Ekaterina Vassilyevna Lukina (1916—1997) 142

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 151

Lobanov A. L. «Legumes of Northern Eurasia: information system on compact disc» — first Russian botanical hyperdatabase 151
Index of new plant names 158

СОДЕРЖАНИЕ

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 3 Стр.

Егорова Т. В. Проект Биокодекса и традиционная ботаническая номенклатура 1
Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений 10
Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*, 4. *Roseae* и *Ulmarieae* (*Rosoideae*) 33
Мочалова О. А. Анализ флоры полуострова Кони (северная часть Охотского моря) . . 44

СООБЩЕНИЯ 56

Михайлова Т. А. Начальные этапы экспериментального формирования ламинариевых ценозов в Белом море 56
Кашин А. С., Костючкова М. К., Калинина И. В., Блюднева Е. А. Эмбриологическое изучение межвидовых гибридов *Panicum miliaceum* × *P. coloratum* (*Poaceae*) 67
Лукина Ю. А., Румянцева Н. И. Каллусогенез и морфогенез в культуре незрелых зародышей различных видов рода *Fagopyrum* (*Polygonaceae*) 74
Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 3. *Aegopodium*—*Eryngium* 80
Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Южная граница ареала рода *Conioselinum* (*Umbelliferae*) проходит в Гималаях 87
Пяк А. И. Особенности высотного распространения *Brachanthemum baranovii* (*Asteraceae*) в связи с плейстоценовыми событиями на Алтае 92
Свириденко Б. Ф. Структура болотной ценофлоры Северного Казахстана 103

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 116

Околодков Ю. Б. Новый вид *Protoperidinium falk-petersenii* (*Dinophyceae, Peridiniales*) из Баренцева моря 116
Сенников А. Н. О видах группы *Caesia* рода *Hieracium* (*Asteraceae*) во флоре России 120

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 126

Аненхонов О. А., Мартусова Е. Г. Новые местонахождения *Tridactylina kirilowii* (*Asteraceae*) и *Camptosorus sibiricus* (*Aspleniaceae*) в Бурятии 126
Павлова Н. С. Флористические находки на горе Сланникова (остров Сахалин) 129

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 134

Еленевский А. К., Новиков В. С., Павлов В. Н. Алексей Иванович Шретер (к 80-летию со дня рождения) 134

ПОТЕРИ НАУКИ 142

Юлова Г. А., Воротников В. П., Мининзон И. Л. Памяти Екатерины Васильевны Лукиной (1916—1997) 142

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 151

Лобанов А. Л. «Бобовые Северной Евразии: информационная система на компакт-диске» — первая отечественная ботаническая гипербаза данных 151
Указатель новых названий растений 158

К ст. А. С. Кашина и др., с. 68

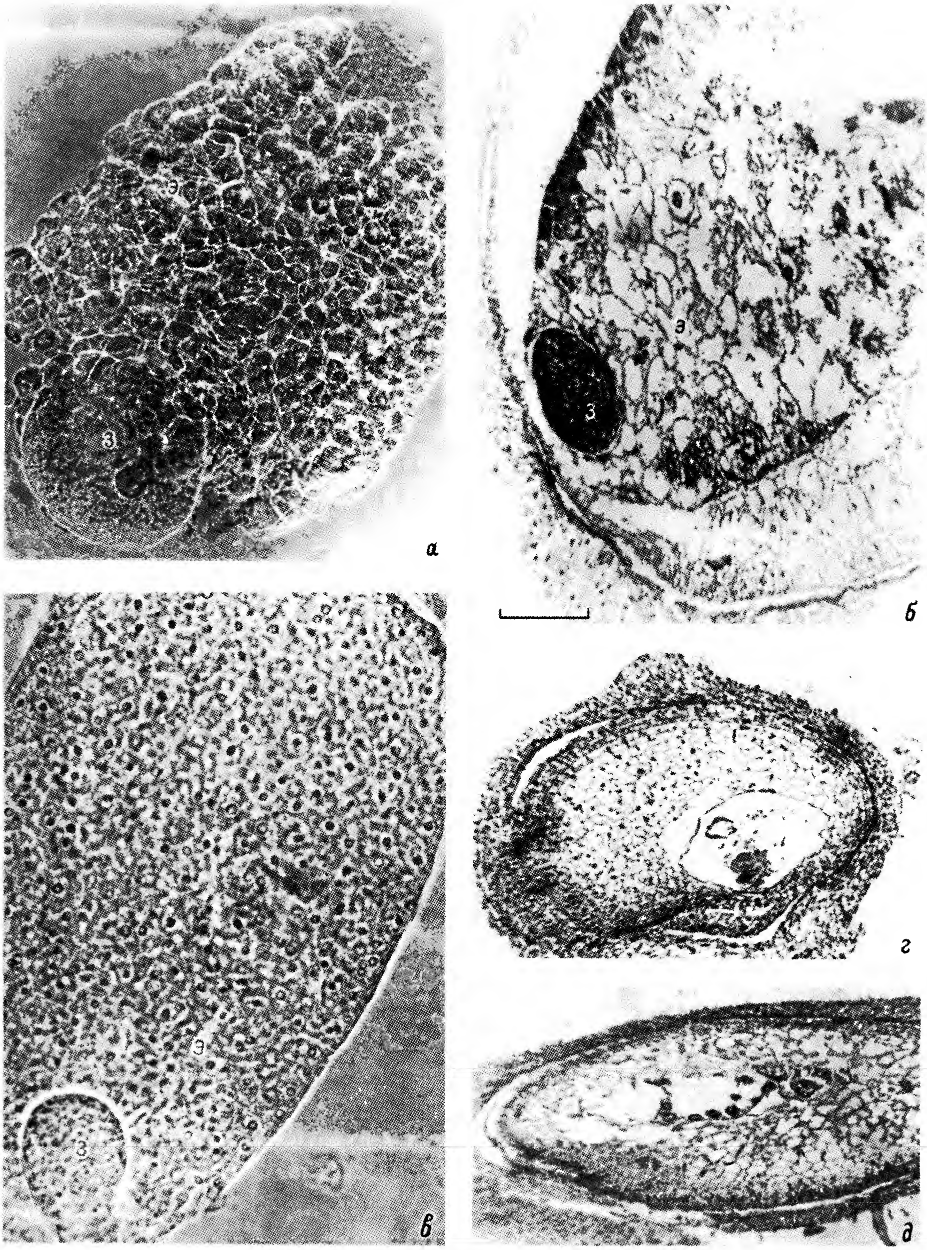


Таблица I. Цитоэмбриология гибридов *Panicum miliaceum* × *P. coloratum.*

а — гибридный зародыш и эндосперм через 4 сут после опыления (просветляющая жидкость), *б* — то же (микротомный срез), *в* — зародыш и эндосперм *P. miliaceum* через 2 сут после самоопыления (просветляющая жидкость), *г* — зародышевый мешок через 4 сут после чужеродного опыления, *д* — зародышевый мешок через 2 сут после чужеродного опыления (микротомный срез). *з* — зародыш, *э* — эндосперм. Масштабная линейка — 100 мкм.

К с. 69

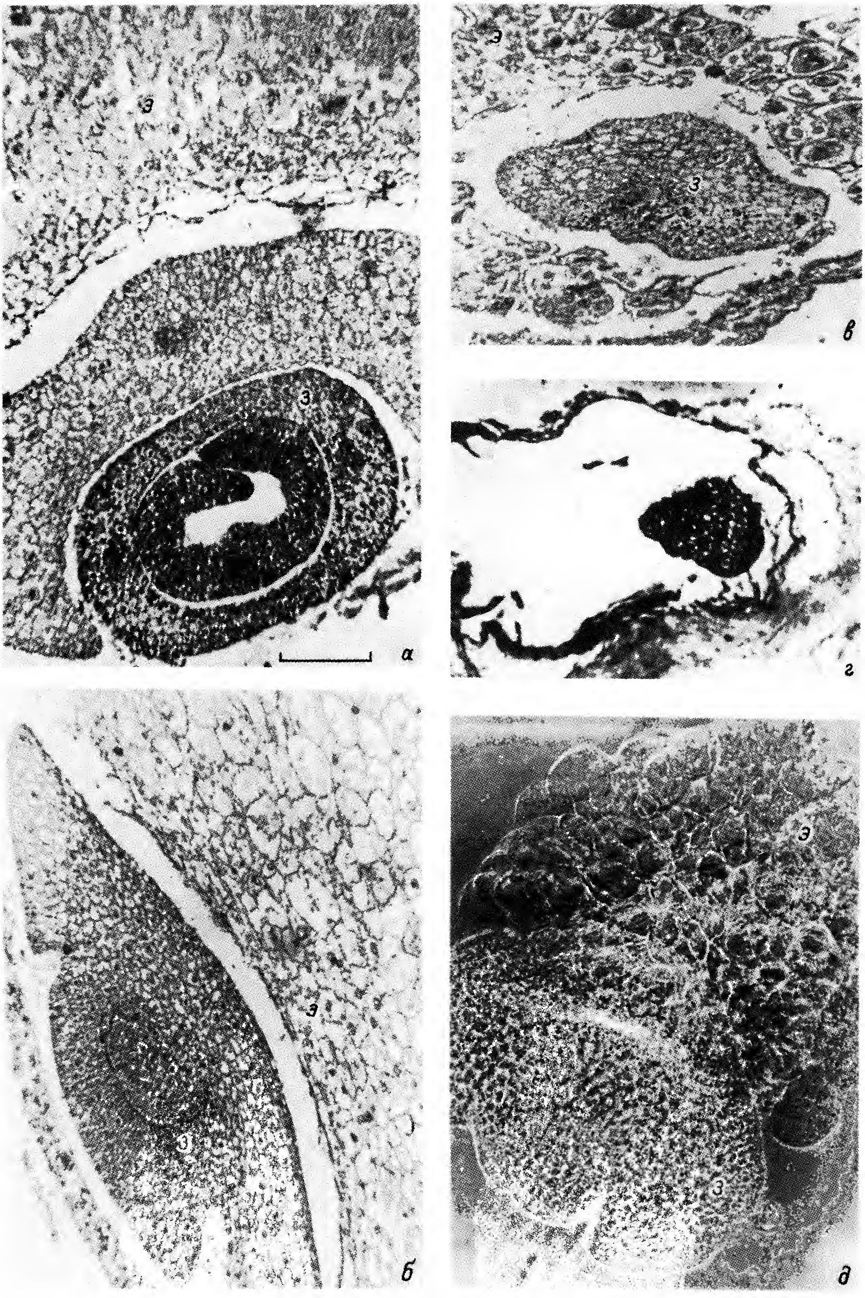


Таблица II Цитоэмбриология гибридов *Panicum miliaceum* × *P. coloratum*.

а — поперечный срез зародыша *P. miliaceum* через 6 сут после самоопыления, *б* — продольный срез зародыша *P. miliaceum* через 8 сут после самоопыления, *в* — поперечный срез гибридного зародыша через 6 сут после опыления, *г* — дегенерирующий зародыш и эндосперм гибридной комбинации через 8 сут после опыления (микротомный срез), *д* — гибридный зародыш и эндосперм через 11 сут после опыления (просветляющая жидкость). Остальные обозначения те же, что и в табл. I

К ст. Ю. А. Лукиной, Н. И. Румянцевой, с. 76

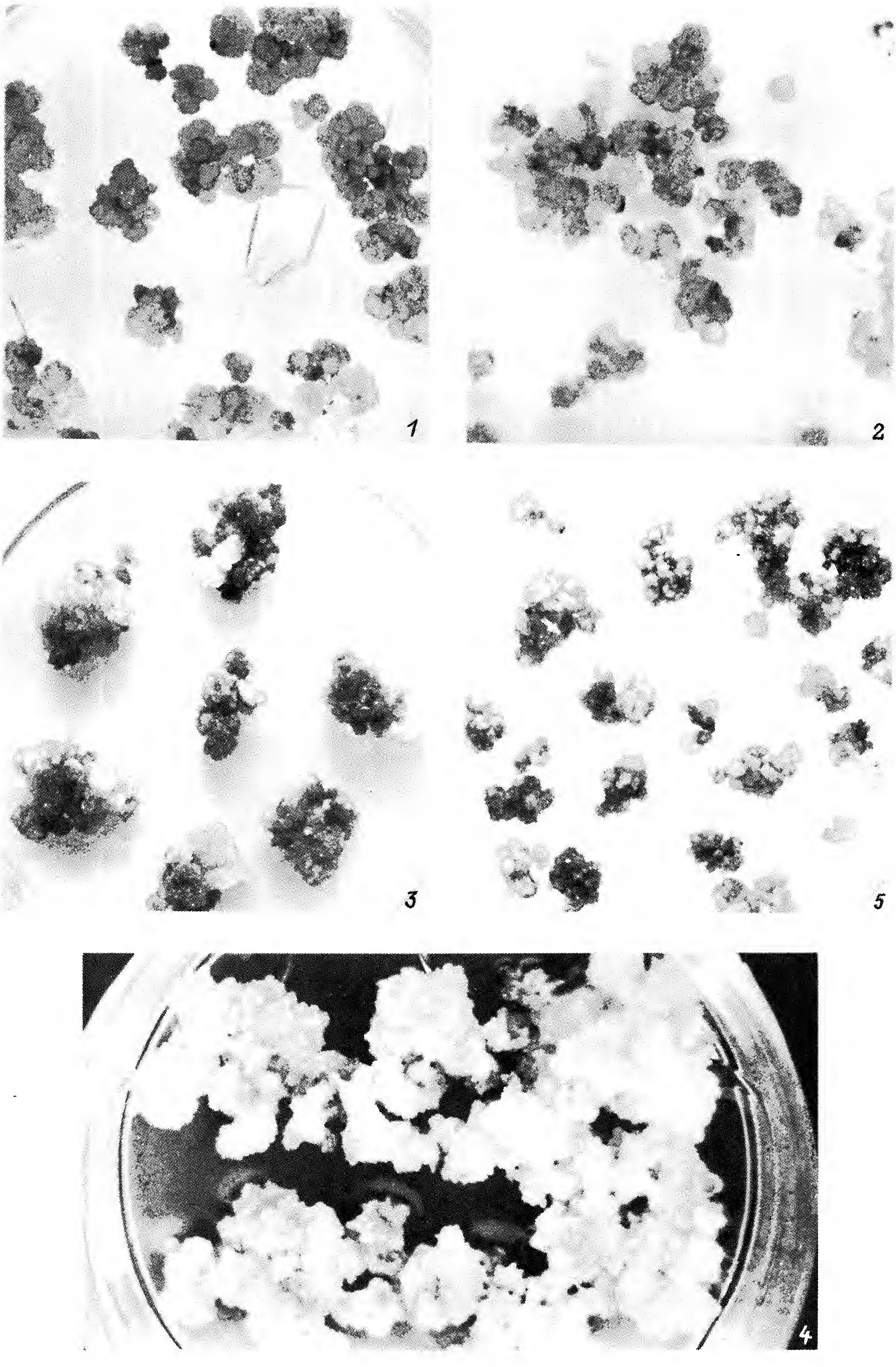


Таблица I, Морфологические типы каллусных культур *Fagopyrum esculentum*

1 — плотноглобулярный каллус, *2* — гетерогенный каллус, *3* — плотный каллус, *4* — рыхлый каллус, *5* — мелкоглобулярный каллус.

К с. 76, 77

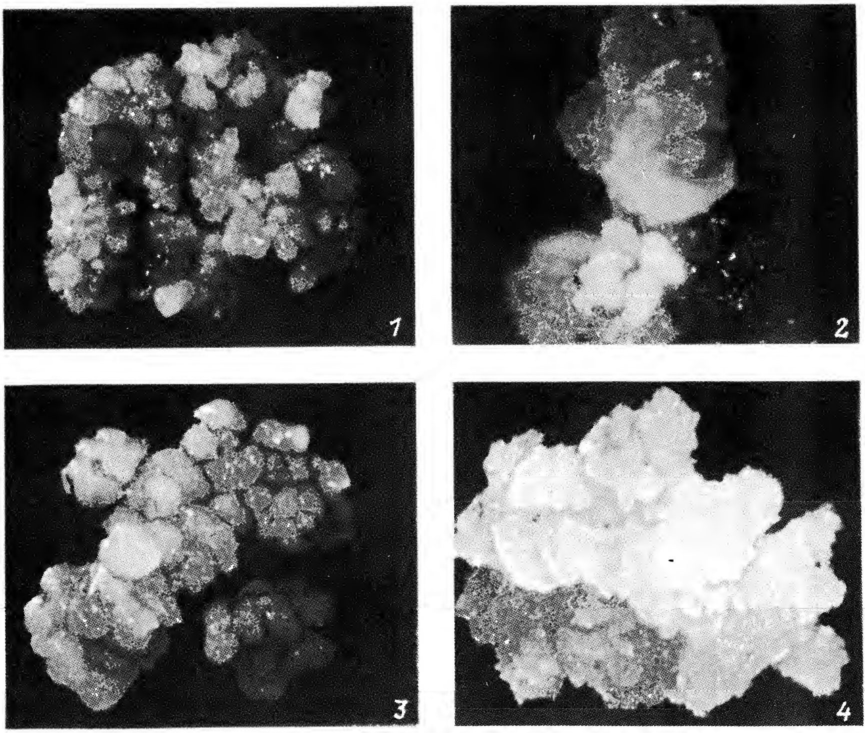


Таблица II. Морфологические типы каллусных культур *Fagopyrum tataricum*.

1, 2 — гетерогенный каллус с плотными структурами белого или желтого цвета, *3* — гетерогенный каллус без блестящих уплотнений, *4* — рыхлый каллус.

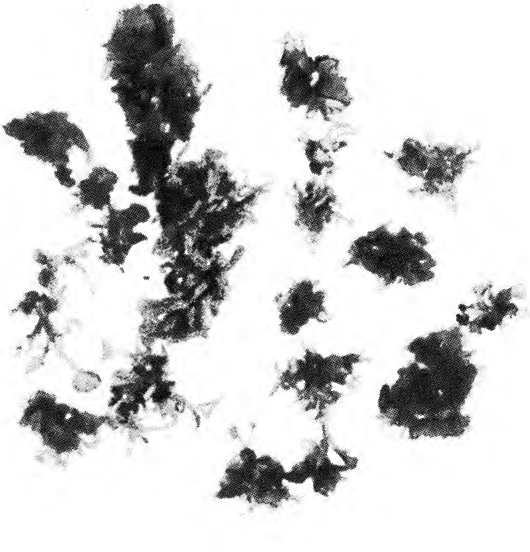


Таблица III. Геммогенез в гетерогенном каллусе *Fagopyrum tataricum* с плотными структурами белого или желтого цвета.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 3. 1—160.